1934 № 5

ИЗВЕСТИЯ АКАДЕМИИ НАУК

СОЮЗА СОВЕТСКИХ СОЦИАЛИСТИЧЕСКИХ РЕСПУБЛИК

VII СЕРИЯ

ОТДЕЛЕНИЕ МАТЕМАТИЧЕСКИХ И ЕСТЕСТВЕННЫХ НАУК

BULLETIN DE L'ACADÉMIE DES SCIENCES

DE L'UNION DES RÉPUBLIQUES SOVIÉTIQUES SOCIALISTES

VII SÉRIE

CLASSE DES SCIENCES MATHÉMATIQUES ET NATURELLES

ЛЕНИНГРАД — LENINGRAD
ИЗДАТЕЛЬСТВО АКАДЕМИИ НАУК СССР

IMPERIAL MYCOLOGICAL INSTITUTE
5 NOV. 1934

ПРИМЕР СТАНДАРТНОЙ ЦИТАТЫ · EXEMPLE DE CITATION
Н. Н. Стадниченко. О действии кокаина на дрожжи. ИМЕН, 1934, № 5, стр. 669.
N. Stadničenko. Influence de la cocaïne sur la levure. BAS-MN, 1934, № 5, p. 669 (en russe).

Напечатано по распоряжению Академии Наук СССР

Сентябрь 1934 г.

Непременный секретарь академик *В. Волин*

Редакционная коллегия: академик А. А. Борисяк
академик С. И. Вавилов
академик А. А. Рихтер
академик Д. С. Рождественский

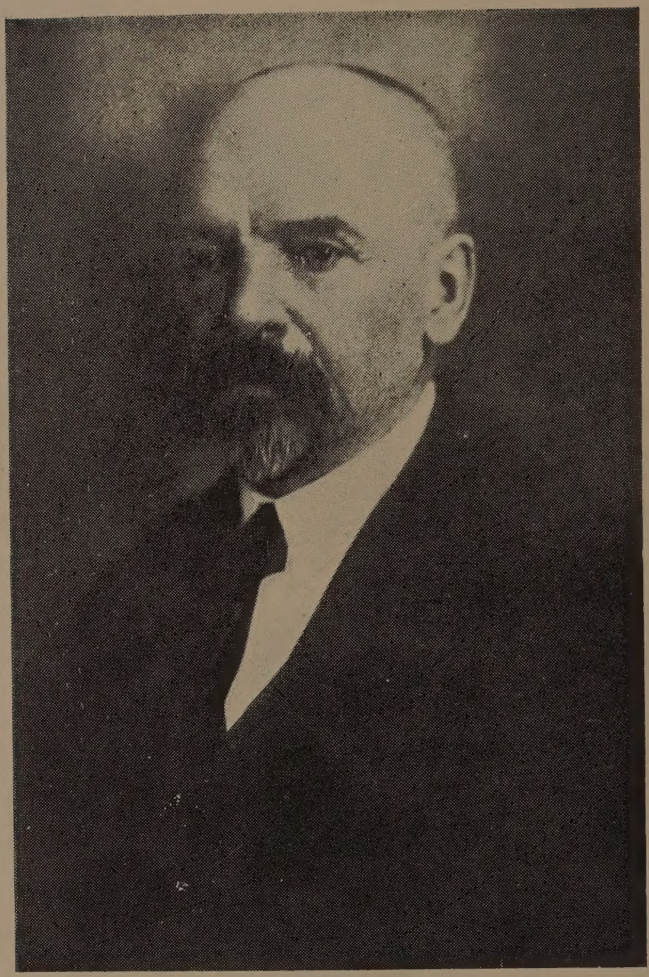
Ответственный редактор издания академик-секретарь ОМЕН А. А. Борисяк

Технический редактор Л. А. Федоров
Ученый корректор С. С. Чернявский

Начато набором в июне 1934 г. — Подписано к печати 5 сентября 1934 г.

142 (635—776) стр. (54 фиг.) + 8 табл.
Формат бум. 72 × 110 см. — 10 печ. л. — 42 000 тип. зн. в печ. л. — Тираж 3000
Ленгорлит № 20446. — АНИ № 380. — Заказ № 3328

Типография Академии Наук СССР. В. О., 9 линия, 12



Академик В. С. Гулевич
1867—1933

ИЗВЕСТИЯ АКАДЕМИИ НАУК СССР. 1934
BULLETIN DE L'ACADÉMIE DES SCIENCES DE L'URSS

Classe des sciences mathématiques et naturelles

Отделение математических и естественных наук

ПАМЯТИ АКАДЕМИКА ВЛАДИМИРА СЕРГЕЕВИЧА ГУЛЕВИЧА

Н. Д. ЗЕЛИНСКОГО

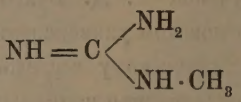
В лице Владимира Сергеевича Гулевича, скончавшегося на 66 году жизни, Московская школа химиков-биологов понесла незаменимую потерю. Незаменимую потому, что долговременный и богатый научный опыт его так необходим был еще нарастающему поколению научных сил из недр народа.

Врач по образованию, ученик А. Д. Булыгинского, читавшего медикам курс органической химии в Московском университете, В. С. в 1896 г. защитил диссертацию: «Материалы к химическому исследованию мозга, о холине и нейрине», которая и определила последующее направление всех главных и наиболее интересных работ его. В результате названного исследования В. С. доказано было отсутствие в сложном нервном веществе мозга нейрина как в свободном состоянии, так и в виде одной из составных частей протагона; считалось, что сильно ядовитый нейрин является продуктом распада протогона, и некоторые психические заболевания именно этим ядовитым началом и обусловливаются. Работа В. С. показала, что прежними исследованиями за нейрин мозга был принят не вполне очищенный холин. Таким образом, еще молодым, начинающим только научную работу исследователем, В. С. заявил себя внимательным и точно ведущим опыт экспериментатором.

Годы, проведенные в заграничной командировке, когда В. С. работал у проф. Косселя в Марбурге и проф. Липмана в Париже, всегда с особенной радостью им вспоминались. Возвратившись в Москву широко образованным химиком и врачем, В. С. отдал все силы свои и способности химической работе в области органической химии, так тесно примыкавшей ко всем био-химическим процессам.

В самом конце прошлого века и в начале нынешнего, мощный импульс в развитии интереса к химической природе белковых веществ и промежуточных продуктов их распада дан был Э. Фишером, который убедил в том и своими классическими исследованиями доказал, что органическая химия достаточно созрела и завоеваниями в области синтеза подошла уже к тому пределу, когда

пора было взяться и за проблему белка как основного субстрата жизни, и его синтеза. С этого времени в двух направлениях пошла интенсивная работа: гидролиз белковых веществ и выделение из них индивидуальных компонентов и обратное сочетание последних в сложные белковоподобные тела, и второе направление, тесно примыкающее к первому: исследование и выделение химических соединений, являющихся промежуточными продуктами распада сложных частей животного организма, остановившихся на определенной, но не конечной стадии расщепления. Такими продуктами и являются экстрактивные вещества мышц, тканей и других органов. Определению их химической природы и строения, тому, как и в каких количествах возникают эти промежуточные формы в организме животных, и посвятил В. С. свыше 30 лет плодотворной оригинальной научной работы. Первым исследованием в этой области работ В. С. явилось выделение из мясного экстракта нового богатого азотом основания $C_9H_{14}N_4O_3$, которому он дал название карнозин. Применяя усовершенствованную методику, В. С. вскоре выделил из того же экстракта и другое, ранее неизвестное, основание $C_7H_{15}N$ — карнитин, а затем в мясном экстракте был найден и метил-гуанидин



представляющий довольно ядовитое вещество. Новые основания мясного экстракта обратили на себя всеобщее внимание и вне пределов нашего отечества, и постоянное присутствие их в мышечной ткани человека, у разнообразных животных как плотоядных, так и травоядных, стало общепризнанным фактом. Среди экстрактных оснований мышечной ткани карнозин находится в бо́льшем количестве, 0.3% от веса влажных мышц, содержание карнитина не превышает 0.05%, столь же не велико (0.06%) и содержание метил-гуанидина в мышцах. В. С. выяснено было, в совместной работе с учениками, что карнозин и карнитин являются специфическими продуктами распада мышечной ткани и отсутствуют в печени, почках, головном мозгу, селезенке, легких и крови.

Эти основания мышечной ткани, в особенности карнозин, являются гормонами. При введении их в организм происходит повышение отделения желудочного и кишечного пищеварительного сока. И. П. Павловым впервые было показано, что в мясном экстракте должны находиться вещества, активирующие работу желез желудка. В. С. Гулевич и его школа определили химическую природу этих веществ, что имеет чрезвычайно большое значение. Но помимо химической природы карнозина надо знать и его структуру, что представляло не мало затруднений. В. С. доказал, что в строение карнозина входит гистидин и β-аланин; взаимодействуя между собой они и образуют дипептид, единственный в своем роде, в состав которого входит не одна из α-аминокислот, пред-

ставляющих обычные продукты распада белковых тел, а β-аминопропионовая кислота. В. С. высказал соображения, что карнозин представляет дипептид: β-аланил-гистидин, что вскоре подтвердилось Бауманом и Ингвальдсеном, которые произвели синтез карнозина. В лаборатории В. С., далее, показано было, что карнозин является стойким телом, способным к ферментативному распаду только под влиянием эрепсина кишечного сока, который расщепляет его, как и следовало ожидать, на гистидин и β-аланин.

Затем было выяснено и строение карнитина как α-оксибетаина.

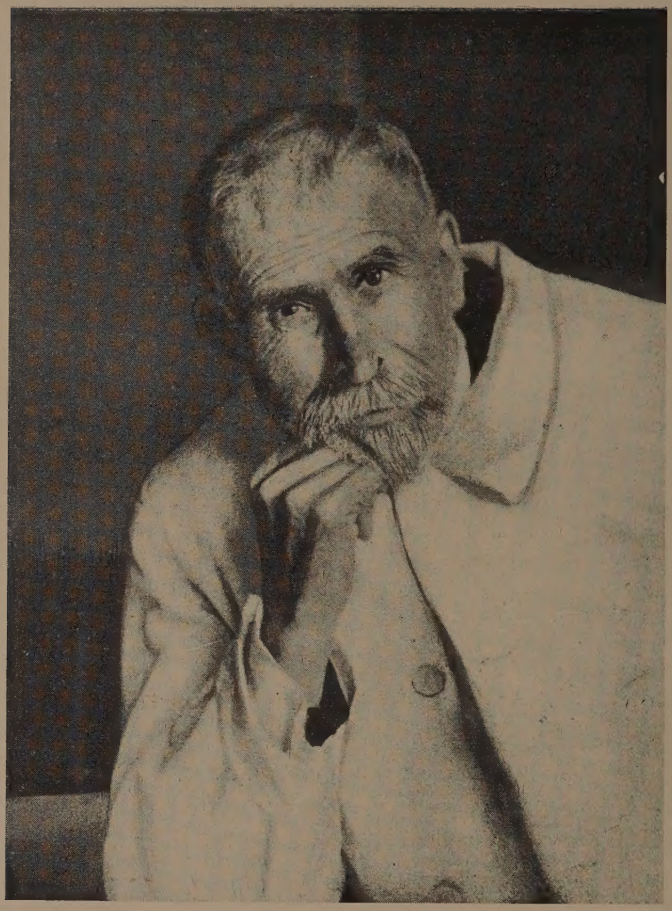
Аминокислоты — продукты гидролиза белковых веществ, — не могли не обратить на себя внимания В. С.; в особенности его интересовали β-аминокислоты, одна из которых была составной частью карнозина, а потому он и стремился пополнить ряд этих кислот синтезом их, что и осуществил.

В. С. широко владел методами химического исследования, а потому ему не чужды были и другие работы из области неорганической, аналитической, органической и биологической химии; приходилось и их вести в химической лаборатории Медицинского факультета, которая постепенно под его руководством превратилась в настоящую хорошо обставленную лабораторию высшей школы, где не только медики могли плодотворно под его руководством вести научную работу.

Исследование промежуточных продуктов обмена в животном организме представляет высокий научный интерес, ибо этот обмен не один и тот же в здоровом и больном состоянии живого индивидуума, а потому и сравнительное биохимическое исследование человека не должно оставаться вне связи с такими же исследованиями в животном мире вообще. Химическая статика и химическая динамика живого вещества подлежит более систематическому изучению, начиная от низших и кончая высшими животными. На это и обращает внимание В. С. в последней своей статье[1] «Значение и направление развития сравнительной биологической химии животных», написанной за три месяца до смерти, и являющейся как бы завещанием молодому поколению научных работников, указывающим, какое громадное поле научных изысканий предстоит перед ними при выполнении биохимических исследований, освещающих обмен веществ в здоровом и больном организме человека.

---

[1] Сектор биологической химии Института экспериментальной медицины, 1933 г.



Пьер-Эмиль Ру
1853—1933

ИЗВЕСТИЯ АКАДЕМИИ НАУК СССР. 1934
BULLETIN DE L'ACADÉMIE DES SCIENCES DE L'URSS

Classe des sciences mathématiques et naturelles

Отделение математических и естественных наук

ПЬЕР-ЭМИЛЬ РУ

НЕКРОЛОГ

Составлен акад. Г. А. Надсоном

„Dans un corps frêle, une volonté de fer, une fo d'apotre, une passion de science, un idéal de bien, tels sont les traits de cette grande figure".

3 ноября 1933 г. умер знаменитый бактериолог, директор Пастеровского Института в Париже, почетный член Академии Наук СССР Эмиль Ру (Pierre-Emile Roux). Величайшая потеря. Заслуги Ру в науке и в деле борьбы человечества с заразными болезнями велики и общепризнаны. Кроме того Ру был необычайно яркая, редко в наш век встречающаяся, исключительная по своим духовным качествам личность.

Ру родился в Конфолане (Confolens) в департаменте Шаранты 17 декабря 1853 г. в многодетной, небогатой семье педагога. Не столько по влечению, сколько для обеспечения существования, он поступил на медицинский факультет в Клермон-Ферране (Clermond-Ferrand) в 1872 г. Там же, но на другом факультете, преподавал молодой химик Эмиль Дюкло (Emile Duclaux), один из первых учеников Пастера. Превосходные лекции Дюкло произвели большое впечатление на молодого Ру. Он очень заинтересовался и увлекся химией. Дюкло обратил внимание на Ру, оценил его и привлек в качестве волонтера-ассистента. Это определило дальнейшую карьеру Ру. Химический уклон стал господствующим в его работах; он и привел его к замечательным открытиям в микробиологии. В Клермон-Ферране, однако, Ру не кончил медицинского образования. Он переехал в Париж и стал работать в известных клиниках Hôtel-Dieu и Val-de-Grâce, но и здесь без особого увлечения, равно как и без особого успеха. Так прошло почти 4 года. Ру опять ушел, не приготовив даже своей докторской диссертации. Ясно — он был еще не на своей дороге. К счастью, судьба опять свела его с Дюкло. Дюкло был уже в Париже профессором в Агрономическом институте. Ру нашел Дюкло и был им приглашен на помощь при постановке опытов по брожениям на лекциях, которые Дюкло читал в Сорбонне.

В это время Пастер вступил в «героический период» своей работы. Он создавал «théorie des germes» — учение о микробах как причине заразных болезней человека и животных. Пастер был по своему образованию, по складу работы и мышления химиком; — ему нужен был помощник-медик. Он просит Дюкло рекомендовать кого-нибудь. Дюкло рекомендует Ру и тот поступает в 1878 г. в Пастеровскую лабораторию, которой остается верен до конца своей жизни. Здесь Ру нашел самого себя. То было время (с 1878 по 1885 г.), которое получило название периода «virus-vaccins», т. е. время изучения микробов как возбудителей болезней и способов борьбы с ними методом предохранительных прививок — вакцинации. Вакцины были не что иное, как сильно ослабленные в своей болезнетворной способности (вирулентности) те же самые микробы; это — «ослабленный вирус». Роль *Bacillus Anthracis*, как возбудителя «сибирской язвы», была окончательно установлена. Вырабатывается методика иммунизирования животных против сибирской язвы прививками им вакцины. Ру вместе с другим учеником Пастера Шамберланом (Chamberland) горячо и целиком уходит в эту работу. Он участвует, играя первенствующую роль, в знаменитых опытах массовых предохранительных прививок вакцины баранам в Pouilly-le-Fort. Результат был блестящий. Опыты эти сыграли огромную роль в борьбе с сибирской язвой. Ру становится выдающимся работником, крупной фигурой в лаборатории Пастера, его наиболее энергичным и талантливым сотрудником. Пастер оценил Ру по достоинству. В то время говаривали — «Пастер сделал еще одно важное открытие: он открыл Ру».

Не менее энергичное участие принимает Ру и в других работах Пастера, в том числе над опаснейшей болезнью — собачьим бешенством. Возбудитель этой болезни, грозной для людей и для животных, с полной достоверностью и до сих пор неизвестен, но Пастер гениально нашел способ предохранительных прививок против бешенства (антирабических); этот способ до сих пор применяется с большим успехом. Ру увлечен этой работой. Ее же он выбрал темой для своей докторской диссертации. Это было в 1883 г. Как видно, он не спешил с получением официальных степеней, как и потом отличий и внешних почестей; они сами пришли к нему. Работа — вот что стало у него на первом плане везде и всегда. Успех работы — лучшая награда. Таковы, впрочем, и все настоящие ученые.

Следующие годы Ру работал в разных областях микробиологии и эпидемиологии, но величайшую славу он приобрел своими исследованиями над дифтерией, давшими практические результаты величайшей важности. Возбудитель дифтерии — дифтерийная «палочка» или бактерия или микроб дифтерии был открыт немецким ученым Леффлером (Löffler). Ру приступил к работе вместе с Иерсеном (Yersin) и установил прежде всего факт огромной важности: микроб, вызывая болезнь, действует главным образом выделяемым им особым специфическим ядом — дифтерийным токсином. Этот яд растворим. При выращивании дифтерийных бактерий

в жидкой питательной среде (бульоне особого состава) бактерии вырабатывают этот токсин. Токсин накопляется в бульоне и может быть отделен от бактерий фильтрованием. Почти в это же время в Германии немецкий ученый Эмиль Беринг (Emil Behring) и японец Китазато (Kitasato), исходя из работ Ру, сделали другое важное открытие; они установили, что кровь животных, иммунизированных против дифтерии последовательным введением небольших доз дифтерийного токсина, содержит противоядие — дифтерийный антитоксин. Антитоксин способен как бы нейтрализовать токсин. Опыты велись на животных. Животное можно спасти, если во время ввести ему антитоксин. Ру блестяще разработал метод приготовления противодифтерийной сыворотки и применил ее для лечения дифтерии у людей, а также для предупреждения заболевания (предохранительные прививки). Так возникло специфическое сывороточное лечение — серотерапия. Для приготовления антидифтерийной сыворотки в больших количествах иммунизируют лошадей. В течение нескольких месяцев им впрыскивают небольшие, постепенно возрастающие количества дифтерийного токсина. Сыворотка крови таких иммунизированных лошадей содержит антитоксин; она и является противодифтерийной сывороткой. Уже первые опыты на больных детях в Париже дали Ру хорошие результаты. Скоро метод был разработан в деталях и стал классическим. Смертность от дифтерии резко упала. Доклад Ру о его достижениях на Международном Гигиеническом конгрессе в Будапеште (1894 г.) произвел огромнейшее впечатление и имел решающее значение. Открытие не только врачами, но и широкими народными массами было встречено с чрезвычайным энтузиазмом, и это совершенно понятно. Парижская газета Le Figaro открыла подписку — сбор денег для устройства при Пастеровском институте специального учреждения для выработки противодифтерийной сыворотки в большом количестве. Подписка скоро дала два с половиной миллиона франков. Так возникла первая в Париже «Service de sérothérapie». Ру приобрел мировую славу. Эмиль Ру и Эмиль Беринг получили Нобелевскую премию пополам («два великих Эмиля», как тогда говорили). Ру знали и благословляли и на родине и в самых отдаленных странах. При жизни еще ему был поставлен памятник в Южной Америке, в Монтевидео, как сказано — от «благодарных уругвайских матерей». Открытие памятника сопровождалось грандиозной и чрезвычайно трогательной церемонией. Ее описывает очевидец, делегат Франции на этом торжестве, проф. Ашар (Achard). Ашар справедливо замечает, что с таким же правом и основанием могли бы быть воздвигнуты памятники Ру и во многих других городах.

В области изучения той же дифтерии, мы обязаны Ру открытием еще одного, чрезвычайно важного в практическом отношении обстоятельства. Выздоровевшие после дифтерии больные могут долго носить в себе дифтерийных микробов, для них самих уже не опасных, но могущих заразить при контакте здоровых людей. Такие невольные «бациллоносители» («porteurs sains de germes»)

могут представить опасность для окружающих, — обстоятельство, которое, конечно, подлежит строгому учету.

Работы по дифтерии представляют особо яркую и славную страницу из истории работ Ру, но этим далеко не исчерпываются его заслуги. В области той же «серотерапии», в сотрудничестве с Ваяром (Vaillard) он разработал способ борьбы со столбняком (tetanus) при помощи приготовленной ими противостолбнячной (антитетанической) сыворотки. Столбняк — это тяжелая болезнь, вызываемая проникающим через поранения (того или иного рода) специфическим бациллом — *Bacillus tetani*. Открытие противостолбнячной сыворотки было большим событием. Тысячи жизней, особенно во время последней большой империалистической войны, спасла эта сыворотка. Отметим еще сравнительно ранние (в 80-х годах), работы Ру по туберкулезу, по холере, по перипневмонии (воспаление легких) рогатого скота, — эта болезнь вызывает падеж скота и может причинить большие убытки. Из более поздних работ (1905—1906 гг.) следует особо подчеркнуть целый ряд работ по экспериментальному сифилису, проведенный вместе с нашим знаменитым соотечественником Мечниковым. Сифилис прививали обезьянам — они оказались восприимчивыми к человеческому сифилису — и таким образом Ру и Мечников выяснили много существенных сторон в патогенезе этого заболевания.

Из работ, имеющих как практическое, медицинское, так и большое общебиологическое значение (и таких работ у Ру немало), следует упомянуть о его исследованиях над влиянием на развитие микробов различных физических и химических факторов, равно как о получении им путем химического воздействия у бацилла сибирской язвы особых рас, не образующих спор — так называемых аспорогенных рас. Такое получение новых рас микроорганизмов экспериментальным путем получило в настоящее время большое развитие в связи с разработкой вопроса об изменчивости и наследственности у микробов. Конечно, всех работ Ру научно-исследовательского характера, здесь даже по названиям не перечислить. Но Ру был не только исследователем, он был и несравненным учителем, учителем в самом широком смысле этого слова, и больше всего он учил примером — самый действительный способ обучения. Он давал пример не только искуснейшего экспериментатора, глубокого знатока предмета, тонкого аналитика проблемы, но всегда и везде и прежде всего — пример безграничной и бескорыстной любви и преданности науке, той науки, которая стремится не только познать истину, но и поставить эту истину на службу человечеству, — а по специальности Ру — мобилизовать ее на службу человечеству в борьбе с заразными болезнями. Здесь Ру шел по следам своего великого учителя Пастера. Наука, и в особенности микробиология, по твердому убеждению Ру, может и должна объединить народы в стремлениях установить ненарушимый мир и солидарность интересов. Так в своей, как всегда очень краткой, но полной значения и кра-

соты речи при открытии в Париже Первого международного микробиологического конгресса (1930 г.) Ру так формулировал свою точку зрения на роль микробиологии как фактора объединения народов: «plus encore que les autres sciences la microbiologie est capable d'unir les nations dans un idéal de paix». А в первом параграфе устава Международного микробиологического общества, организованного под большим влиянием Ру, сказано: «la science doit unir les nations dans un idéal de paix inaltérable et de constante solidarité». В этом направлении сам Ру много сделал. Тем же культом науки, а через нее мира и солидарности народов, проникнут руководившийся им знаменитый Пастеровский институт, о котором Ру с гордостью говорил в одном из выступлений: «c'est l'honneur de cette maison d'exercer une attraction sur les esprits désireux de travailler au progrès de la science, dans la paix et la liberté». И действительно, царившие при Ру в Пастеровском институте «мир и свобода» в научной работе привлекали к нему ученых со всех концов земли, в том числе не мало и наших соотечественников с давних времен. Будучи глубоко убежден в неразрывной связи теории с практикой, Ру был деятельным участником различных обществ и органов здравоохранения. «Sans hygiène, il n'y a pas de vie sociale» — таков был взгляд Ру и «пастеровцев». Ру проводил его энергично в жизнь. Он долгое время был председателем высшего совета здравоохранения во Франции («Conseil supérieur d'hygiène publique de France») и Комитета пропаганды социальной гигиены («Comité de propagande d'hygiène sociale et d'éducation prophylactique»). Благодаря энергии, знаниям и общепризнанному авторитету, Ру много сделал и в этой области.

Но, вернемся к Ру, как к учителю, В 1889 г. он создает в Пастеровском институте «Микробиологические курсы». Эти «Cours de Roux» как их часто называли, скоро приобретают всемирную известность. При участии и под общим руководством Ру крупнейшие специалисты преподавали на этих курсах теоретическую и практическую микробиологию, — главным образом, конечно, учение о патогенных микроорганизмах. С основания курсов на них обучалось более 3000 человек. Люди усвоивали там знания, но могли усвоить и «дух» Пастеровского института; тогда они становились «les pasteuriens» — «пастеровцами», что всегда было и остается почетным званием. Долгие годы крупную роль на этих курсах, да и вообще в Пастеровском институте, играл И. И. Мечников; его связывала с Ру теснейшая дружба.

Что сказать о Ру, как о директоре Пастеровского института, во главе которого он стоял 30 лет? Это был идеальный директор: одновременно большой ученый, великий учитель, замечательный организатор, удивительный хозяин. Ру целиком отдал себя Институту, можно сказать: Ру — это был Пастеровский институт, и Пастеровский институт — это был Ру; этим все сказано. Ру был наследником и хранителем традиций Пастера. Он был олицетворением Института,

он был — «l'âme de la maison, sa conscience scientifique et morale». Ру знал все, что делается в Институте, каждую работу, и все близко принимал к сердцу. Он действительно, а не только формально руководил Институтом, подчас, правда, сурово, но всегда и неизменно успешно. Таково же было его отношение к отдельным работникам. Замкнутый, суровый на вид и по обращению, беспощадный там, где этого требовали интересы дела, науки или престиж Института, нередко жесткий в критике, он в то же время был всегда внимателен, доброжелателен, искренне сердечен, охотно шел навстречу, помогал и не только своим ученикам, но и множеству людей, которые обращались к нему за советом, содействием или помощью.

Почти все время Ру проводил в Институте. Его работоспособность была поистине колоссальна, и это тем более поразительно, что от природы он отличался слабым здоровьем; с этим, однако, Ру никогда не считался. При Ру был блестящий период Пастеровского института: Институт окреп, необычайно развился, разросся, приобрел мировую известность и репутацию одного из величайших научных центров. Что же главным образом, способствовало его преуспеянию? Я привел уже характеристику Института словами самого Ру, его указание на режим «мира и свободы» в научной работе. Вот, что в другом месте говорил он о причине успехов Института: «Une des principales causes de sa prospérite est la constitution qui le régit. Elle est aussi libérale et aussi souple que possible».

Конечно, для Института, непрестанно растущего, мирового значения, нужны деньги и много денег. Надо найти людей, которые дали бы эти деньги, а для этого нужно убедить этих людей, нужно доказать им, что деньги идут на хорошее большое дело. Здесь необходимо пояснение. Дело в том, что французские научные учреждения получают (увы! таков, повидимому, обычай) от высших государственных инстанций недостаточные суммы, и это ставит иногда лаборатории в критическое положение. С другой же стороны, сами научные учреждения охотно прибегают к помощи благотворителей, меценатов, или привлекают широкие круги жертвовать по подписке. Французские ученые думают, что таким способом они гарантируют научно-исследовательской работе бóльшую свободу.[1] Ру, благодаря своему научному и моральному авторитету, безукоризненной репутации и энергии добывает для Пастеровского института колоссальные, многомиллионные суммы. Он умел привлечь усиленное внимание общественности к работам и задачам Института. Всех пожертвований здесь не перечесть. Укажу лишь на крупнейшие, во-первых — на премию Озириса, давшую возможность Ру и Мечникову провести очень ценные в научном отношении, но в то же время и очень дорогие опыты по экспериментальному сифилису. Укажу дальше, что на

[1] Несколько подробнее я коснулся этого вопроса в своем отчете о поездке во Францию, напечатанном в Вестнике Академии Наук СССР, 1933, № 12.

пожертвование Гирш, Ру выстроил великолепный Институт биохимии. О двух с половиной миллионах франков, собранных газетой Le Figaro по подписке, я уже говорил. О том, что на этой материальной базе могла широко развиться исследовательская работа, говорить не приходится, но вот несколько цифр, показывающих, для примера только, размах научно-прикладной работы Института, а вместе с тем и размер его помощи в деле борьбы с заразными болезнями. За 20 лет (1894—1913) Институт дал 1 931 184 ампулы лечебных сывороток; за 32 года (до 1913) он отпустил 41 649 592 дозы противосибироязвенной вакцины. Во время войны (от ее начала до апреля 1918 г.) он давал 20 000 ампул противостолбнячной сыворотки ежедневно. Для иммунизации лошадей, дающих сыворотку, лаборатория, которой заведывает д-р Мартен (Martin), приготовила 26 579 л дифтерийного токсина и 7432 л столбнячного токсина. Да, действительно, Ру был велик и как ученый и как организатор.

Вообще, Ру был яркой, исключительной по своим качествам личностью. Прекрасную характеристику, в сжатой форме, дал профессор Ашар (Achard) в своем выступлении в Париже перед Биологическим обществом: «В хрупком теле железная воля, вера апостола, страстная любовь к науке, идеал честности — таковы черты этой большой фигуры». Я взял эти слова эпиграфом к статье. Одной из характернейших черт Ру была простота. Он был прост в обращении с людьми, просто работал в лаборатории, избегал лишней сложности в аппаратуре, просто делал доклады, просто, сжато и в то же время необычайно ясно и красиво писал. Как истинный мудрец, он не гонялся за внешними почестями (явление довольно редкое у французов), за высокими званиями, — они сами шли к нему, и в большом количестве. Ру был членом трех французских академий: Академии Наук, Академии медицинской и Академии агрономической; он был почетным членом Академии Наук СССР. По всему своему духовному облику Ру резко выделялся: это был вдохновенный апостол в науке, в жизни — аскет. В 1916 г. он заболел и слег в госпиталь при Пастеровском институте. Выздоровев, он там и остался до конца своей жизни. Он занимал крохотную квартирку из трех комнат, и прислуживала ему медицинская сестра Лаура. Он был очень скромен в своих потребностях. Он был холост. Это освобождало его от многих забот, неприятностей, душевных невзгод, которые так тяжело отражались на жизни некоторых больших ученых. Ру мог целиком отдать себя своему великому делу — и отдал.

Ру жил Институтом, постоянно думал о нем и в последние, предсмертные свои часы, когда, по словам друзей, уже тень смерти стала распространяться по его лицу, он шопотом спрашивал: «Travaille-t-on dans les laboratoires? Il faut travailler». («Работают ли в лабораториях? Нужно работать!»). Это было его последним завещанием. Вся жизнь его была труд, ее содержание — великий гимн труду. Ру желал тихо, скромно, без ненужной торжественности и пышно-

сти, незаметно исчезнуть из жизни. «Vous n'annoncerez ma mort, — говорил он своим близким, — que quand je serai enterré» («Вы объявите о моей смерти после того, как я буду похоронен»). Увы, это невозможно было осуществить. Ру был чрезвычайно популярен и любим, и на похороны собралось тысячи народа. Похороны были торжественны, но в то же время отличались (по словам очевидцев) «грандиозной простотой». Памятник Ру решено поставить в его родном городе Конфолане, но самый лучший памятник ему уже воздвигнут — это всеобщее признание и преклонение перед его великими заслугами.

ИЗВЕСТИЯ АКАДЕМИИ НАУК СССР. 1934
BULLETIN DE L'ACADÉMIE DES SCIENCES DE L'URSS
Classe des sciences mathématiques et naturelles
Отделение математических и естественных наук

ОБ ОТЛОЖЕНИЯХ ТИТОНА И ВАЛАНЖИНА В ВЕРХОВЬЯХ РЕК АРЫ-ДОН (АРДОН) И ТЕРЕК В ЦЕНТРАЛЬНОМ КАВКАЗЕ

Л. А. ВАРДАНЯНЦА

(*Представлено академиком* А. А. Борисяком)

В верховьях рр. Ары-дон и Терек к югу от линии, протягивающейся от Мамиссонского перевала к ESE, выступает в обнажениях сложный осадочный комплекс, состоящий из следующих свит (снизу вверх).

А. Свита темных мергелей и глинистых сланцев, заключающая прослои известняков. В разрезе по Военно-Грузинской дороге этой свите может соответствовать Касарская свита (В. П. Ренгартен). В районе Рокского перевала (И. Г. Кузнецов) этой свиты нет.

Б. Свита грубо-плитчатых известняков. В бассейне рр. Рион и Ары-дон эта свита отвечает известняковой свите И. Г. Кузнецова. На Военно-Грузинской дороге ей соответствует свита Ципори В. П. Ренгартена.

В. Свита серых мергелей, чередующихся в верхах свиты с известковистыми песчаниками и глинистыми листоватыми сланцами, а в низах — с известняками. Книзу количество известняков увеличивается. По данным И. Г. Кузнецова и О. С. Вялова эту свиту можно разделить на три самостоятельных свиты. Из них нижнюю они называют темной мергелистой свитой, среднюю О. С. Вялов выделяет под названием известняковой свиты Эдисси, а верхнюю — оба исследователя называют светлой мергелистой свитой. Всем этим трем свитам может соответствовать на Военно-Грузинской дороге Пасанаурская свита.

Г. Свита песчаников и листоватых глинистых сланцев. В бассейне р. Ары-дон она обнажается в 2—3 км к S от сел. Нар. По И. Г. Кузнецову эта свита соответствует свите Геске. На Военно-Грузинской дороге ей соответствует, повидимому, верхняя часть Пасанаурской свиты и частью свита Дгнали В. П. Ренгартена.

Весь этот комплекс сильно дислоцирован и собран в систему почти стоячих складок, осложненных местами разрывами. Амплитуда общего поднятия, наиболь-

шая в северной части, к югу уменьшается и здесь бо́льшую роль играют две верхние свиты.

При моих исследованиях в Горной Осетии я охватил район развития этого осадочного комплекса лишь на небольшой площади и поэтому не имел основания и возможности устанавливать для них ту или иную стратиграфию. Но И. Г. Кузнецов и В. П. Ренгартен, охватили этот комплекс на значительно большей площади и в силу этого должны были дать для него хотя бы предварительную схему стратиграфии. Точки зрения указанных исследователей не вполне совпадают, тем не менее могут быть сведены к следующей стратиграфической схеме.

Известняковую свиту (Б) они относят к верхам верхней юры — к низам нижнего мела (титон + валанжин). Вышележащие свиты (В и Г) они приравнивают к нижнему мелу (готерив и баррем). Касарская свита Военно-Грузинской дороги, соответствующая, повидимому, нижней, темной мергелистой свите (А) моего разреза, приравнивается В. П. Ренгартеном к кимериджу.

В таком виде эти свиты показаны на детальных геологических картах, составленных названными исследователями. На 1 : 1 000 000 геологической карте Кавказа, вышедшей в свет в 1931 г., известняковая свита (и смежные с нею) показаны как верхняя юра, протягивающаяся длинным языком от Крестового перевала к WNW через верховья рр. Рион и Ингур.

На основании изучения литологических фаций отложений верхней юры и границ их распространения я пришел к выводу о возможности изменить уже предложенную стратиграфию данных свит, притом в сторону повышения возраста некоторых более нижних свит.

Общеизвестно, что титон западного Кавказа характеризуется главным образом отложениями мергелей, глин, песчаников и конгломератов (в разных соотношениях), обладающих во всех случаях пестрой окраской, главным образом красной и красно-бурой и в меньшей степени зеленой. Это так называемые пестроцветная толща северо-западного Кавказа и красноцветная толща Грузии.

Восточной границей распространения этих фаций, в которых преобладает терригенный материал, служит линия, протягивающаяся от района Минеральных Вод к SSE через Мамиссонский перевал. При этом отложения титона к востоку от этой линии развиты только в карбонатных, известняковых фациях, а к западу — почти исключительно в красноцветных, со значительной примесью терригенного материала. Сравнительный анализ, сделанный мною, показал также и то, что красноцветные отложения охватывают не только титон, но, возможно, и часть кимериджа (его верхи), но в основном кимеридж представлен все же карбонатными отложениями. Таковые в северо-западном Кавказе развиты в виде плитчатых (литографских) известняков, переходящих кверху (без перерыва?) в пестроцветную толщу. Что касается верхней границы красноцвет-

ных толщ, то таковая совпадает довольно точно с границей титона и валанжина.[1]

Наконец, можно отметить еще общеизвестный факт, что в средней и особенно в западной части Кавказа валанжин делится на две свиты, из которых верхняя почти чисто известняковая, нижняя же содержит большее или меньшее количество терригенного материала, привнос которого (с юго-запада и с запада) был обусловлен тектоническими движениями и размывом в начале валанжина. В крайней северо-западной части Кавказа в низах валанжина появляются даже глыбовые конгломераты, налегающие на пестроцветную толщу титона. Конгломерат в низах валанжина наблюдается и в северной Грузии, где он налегает на красноцветную толщу титона.

Поэтому я полагаю, что в районе к западу от Мамиссонского перевала (в верховьях рр. Ингур и Рион) титон может быть представлен только в красноцветных мергелисто-глинистых фациях, но никак не в фации светлых плотных известняков. Но на этом участке мы не знаем красноцветных пород и здесь из числа обнажающихся свит данного комплекса наиболее древней свитой является, повидимому, известняковая (свита Б).

Учитывая все сказанное выше, я считаю возможным приравнять всю известняковую свиту к валанжину. При этом конгломераты, отмечаемые в низах этой свиты В. П. Ренгартеном, будут, повидимому, соответствовать конгломератам, наблюдавшимся Б. Ф. Меффертом в низах валанжина в Северной Грузии.

Свиту темных мергелей и сланцев (свита А) залегающую под известняковой свитой, я отношу к титону и частью к кимериджу (верхнему). Большая примесь терригенного материала в этой свите темных мергелей и сланцев вполне соответствует общему литологическому характеру красноцветных толщ и вполне естественно, что на небольшом протяжении (от района г. Они до района Мамиссонского перевала) общий литологический характер отложений титона и верхнего кимериджа изменяется мало.

Кроме того, возможность обнаружения титонских отложений в красноцветных фациях в районе Мамиссонского перевала не исключена, о чем можно судить по одному моему беглому наблюдению. Именно, еще в 1927 г. мною в 2 км к SE от Мамиссонского перевала было встречено в небольшой лощине обнажение очень плотной глинисто-мергелистой породы темного красно-бурого цвета. Очень неблагоприятная погода помешала произвести более детальные наблюдения. При исследованиях 1929 г. это обнажение не удалось найти, но было выяснено, что оно приурочено к ядру антиклинали, северное крыло которой срезано разрывом (Тибским) и перекрыто с севера нижне(и средне?)юрскими сланцами. Внутренняя часть антиклинали сложена, повидимому, нижней свитой

[1] Соответственные материалы будут опубликованы в виде отдельной статьи.

темных мергелей и глинистых сланцев (свита А), а наружная — известняковой свитой (свита Б).

К кимериджу (среднему и нижнему), лузитану и оксфорду я отношу свиту Бахани, которая известна пока только в районе Крестового перевала. В более западных частях аналоги этой свиты, повидимому, не обнажаются. В свите Бахани заслуживает упоминания наличие прослоев микроконгломератов, вполне увязывающееся с тектоническим неспокойствием, характерным для всей верхней юры Кавказа. По их составу отложения свиты Бахани преимущественно карбонатные, что, по вполне правильному замечанию В. П. Ренгартена, соответствует карбонатности отложений оксфорда и лузитана. Таковые представлены в карбонатных фациях даже там, где широко развиты красноцветные, по преимуществу терригенные отложения титона.

Предлагаемые мною изменения стратиграфии мезозоя южного склона Центрального Кавказа сводятся, таким образом, к следующему.

1. Я приравниваю всю известняковую свиту (свита Б; свита Ципори) к валанжину, нижнюю границу которого провожу по границе этой свиты с Касарской свитой. В этих условиях конгломераты в низах известняковой свиты могут соответствовать тектоническим движениям на границе титона и валанжина.

2. Касарскую темную мергелисто-сланцевую свиту (свита А) я считаю аналогом титона и верхов кимериджа, которые в более западных районах представлены аналогичными же по составу, но красноцветными отложениями.

3. Свиту Бахани (светлые мергели и известняки) я считаю эквивалентом не только оксфорда и лузитана, но, возможно, и значительной части кимериджа.

4. Стратиграфическое положение остальных свит остается почти неизменным, разве только нужно будет приравнивать темную и светлую мергельную свиту и промежуточную известняковую свиту Эдисси (свита В) к Пасанаурской свите, а свиту Геске (свита Г) — к свите Дгнали.

Вместе с этим нужно будет внести изменения в 1 : 1 000 000 геологическую карту Кавказа. Именно, нужно длинную полосу, протягивающуюся от Рокского перевала к WNW к верховьям рр. Рион и Ингур и обозначенную как верхняя юра, перекрасить в нижний мел (валанжин — баррем), так как существование здесь обнажений титона, повидимому, исключается.

Эти выводы приложимы, повидимому, полностью к району Рокского перевала, а также к району, находящемуся севернее Крестового перевала. Что же касается района верховьев р. Рион и Мамиссонского перевала, то здесь возможно и другое решение. Именно, нет полной уверенности в том, что известняковая свита района Шамшови в бассейне р. Рион (И. Г. Кузнецов) идентична известняковой свите Рокского перевала и свите Ципори. Не исключена возможность, что известняковая свита района Шамшови является продолжением более

высокой в стратиграфическом отношении свиты Эдисси (свита В). В этом случае известняковая свита района Шамшови, а тем самым и ее продолжение к WNW к верховьям р. Ингур, будет представлять отложения более молодые, чем валанжин, т. е. скорее всего отложения готерива и баррема.

Что касается свиты (А) темных мергелей и сланцев, подстилающих (в моем разрезе) известняки в районе к S—SE от Мамиссонского перевала, то эта свита будет при таком решении вопроса аналогом нижней части темной мергелистой свиты (В), а также и нижней части Пасанаурской свиты, т. е. скорее всего аналогом низов готерива. В этом случае, повидимому, полностью отпадает вопрос о существовании обнажений титона как в районе Мамиссонского перевала, так, повидимому, и к западу от него, и значительная часть полосы в верховьях рр. Рион и Ингур, закрашенная на 1 : 1 000 000 карте Кавказа как верхняя юра, должна быть показана как готерив и баррем.

Декабрь, 1933

ЛИТЕРАТУРА

1. Варданянц Л. А. Материалы по тектонике Центрального Кавказа. (Военно-Осетинская дорога).Зап. Минер. общ., 2 сер., ч. LIX, № 2, 1930.
2. Варданянц Л. А. Тектоническое строение Горной Осетии и ее отношение к Центральному Кавказу. Зап. Минер. общ., 2 сер., ч LXII, № 1, 1933.
3. Вялов О. С. Геологический очерк южного участка проектируемой Транскавказской железной дороги по Рокскому направлению. (В печати.)
4. Кузнецов И. Г. Геологическое строение района курорта Шамшови (бассейн Чанчахи) в Центральном Кавказе. Тр. ВГРО, вып. 151, 1931.
5. Кузнецов И. Г. Рокский перевал. Геологический и геолого-технический очерк местности вдоль проектируемой перевальной железной дороги через Кавказский хребет по Рокскому направлению. Тр. ВГРО, вып. 161, 1932.
6. Ренгартен В. П. Геологический очерк района Военно-Грузинской дороги. Тр. ВГРО, вып. 148, 1932.

L. A. VARDANIANZ. SUR LES DÉPÔTS TITHONIENS ET VALANGINIENS AUX SOURCES DES RIVIÈRES ARY-DON ET TEREK AU CAUCASE CENTRAL

RÉSUMÉ

L'étude des facies lithologiques des dépôts jurassiques supérieurs et crétacés inférieurs du Caucase mène l'auteur à la conclusion qu'il est nécessaire de remonter l'âge attribué aux certains complexes mésozoiques qui affleurent dans la région des cols Krestovy et Mamisson. Notamment, le complexe des calcaires considéré par J. Kouznetsov et V. Renngarten comme tithonien et valanginien n'appartient, selon l'auteur, qu'au valanginien. La série sous-jacente de marnes foncées renfermant des schistes doit être rapportée au tithonien et au kimméridgien.

Le tithonien et le kimméridgien, à l'ouest du col Mamisson où ils doivent être représentés par les marnes et les argiles en facies rouges, surtout terrigène, n'affleurent probablement point. Quant à la région à l'est du dit col, les dépôts d'âge indiqué changent quelque peu et leurs facies sont représentés par des roches argileuses et

marneuses, noires et non rouges. Le complexe Bakhani (Route militaire de Géorgie) est rapporté par l'auteur à l'oxfordien, au lusitanien et au kimméridgien, et non seulement à l'oxfordien et au lusitanien comme ce fut le cas auparavant.

La présence dans le complexe de Bakhani des intercalations de microconglomérat, la série étant généralement continue, correspond entièrement au manque de tranquillité tectonique, caractéristique pour la période depuis le commencement du kelloway jusqu'à la fin du tithonien.

La position stratigraphique des autres complexes plus jeunes et plus anciens reste en général presque invariable.

Une telle solution du problème suggère l'interprétation de la région aux sources des rivières Ingour, Rion et Ary-don, indiquée sur la carte géologique du Caucase au millionième comme jurassique supérieur, comme crétacé inférieur (valanginien-barrêmien).

ИЗВЕСТИЯ АКАДЕМИИ НАУК СССР. 1934
BULLETIN DE L'ACADÉMIE DES SCIENCES DE L'URSS
Classe des sciences mathématiques et naturelles
Отделение математических и естественных наук

ВЛИЯНИЕ СОТРЯСЕНИЯ НА ДРОЖЖИ

Т. М. КОНДРАТЬЕВОЙ

(*Представлено академиком* Г. А. Надсоном)

I

Влияние движения на микроорганизмы до сего времени не может считаться достаточно выясненным. В основном существует два мнения относительно этого влияния. Одно — отрицает вредное влияние движения и даже допускает при некоторых условиях стимулирующее действие (Негели, Ганзен, Бухнер, Аппель, Прандль); другое — признает в той или иной степени угнетающее влияние (Гоппе-Зейлер, Хорват, Рейнке, Рёссель, Мельтцер и, наконец, Виндишь).

Характерным признаком всех этих работ является то, что они ограничивались изучением влияния движения только на брожение и размножение микроорганизмов (бактерий и дрожжей) и почти совершенно не рассматривали изменений строения клеток и тем более закрепления изменений у потомства. Только Сартори (1908 г.) коснулся морфологических изменений у низших грибков под влиянием движения, ограничившись однако изменением лишь формы клеток.

Учитывая, что кроме теоретического интереса влияние движения на дрожжи имеет и практическое значение (преимущественно для дрожжевого производства), мы решили проследить влияние сотрясения на строение, развитие и на основные физиологические свойства некоторых дрожжей.

II

Исследования проводились на *Saccharomyces cerevisiae* XII расы, *Schizosaccharomyces Pombe*, *Nadsonia fulvescens*, *Monilia variabilis* и *Endomyces vernalis*, полученных из коллекции Микробиологической лаборатории Академии Наук. Эти дрожжи были нами взяты по следующим соображениям.

Крупные размеры клеток *Saccharomyces cerevisiae* XII расы, дифференцированная структура их, хорошо выраженная бродильная способность делают эти дрожжи очень удобным объектом как для морфологических, так и для физиоло-

гических исследований. Кроме того они имеют широкое применение в винокуренном и дрожжевом производствах.

Schizosaccharomyces Pombe и *Nadsonia fulvescens* — как организмы способные к спорообразованию, которому, кроме того, предшествует копуляция.

Monilia variabilis — как дрожжеподобный организм филогенетической группы, занимающей положение между грибами и дрожжами и кроме того, встречающийся в бродильных производствах.

Endomyces vernalis, так называемые «жировые дрожжи», как грибок с наклонностью к сильному жиронакоплению. Исходя из ориентировочных опытов мы предполагали, что на нем будет легче проследить влияние движения на жирообразование.

Методика

Для выяснения влияния среды на организм во время опыта, предварительно было проведено испытание с различными питательными средами.

I. Жидкие среды:

1) Пивное заводское сусло 7 Ball. pH 5.6.

2) Минеральная среда:

водопроводная вода 1000.0 куб. см
сернокислый аммоний 1.0 г
фосфорнооднокалиевая соль 3.0 г

3) Водопроводная вода.

II. Твердые среды:

1) Пивное сусло с агаром.

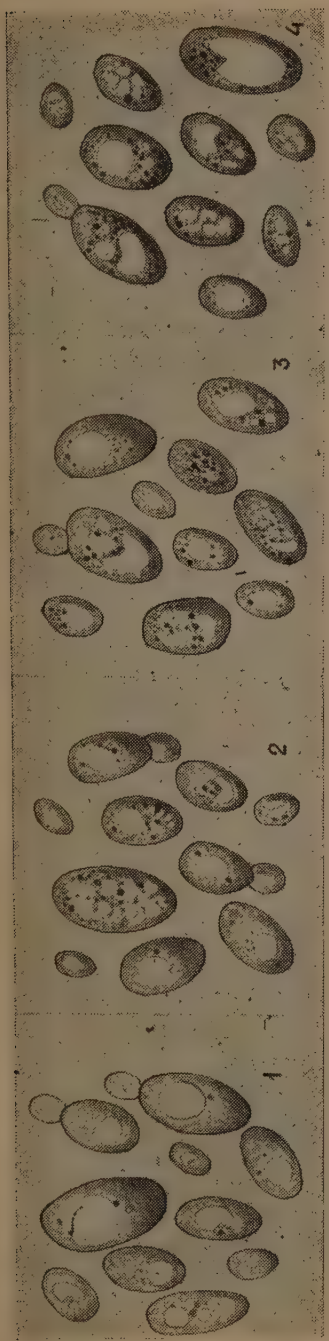
Предварительные опыты показали, что водопроводная вода и, в меньшей мере, минеральная среда вызывали изменения строения дрожжевых клеток. Поэтому дальнейшие опыты велись только в заводском пивном сусле.

Для выяснения влияния движения в зависимости от его продолжительности культуры подвергались сотрясению в течение 15 минут, одного, двух и четырех часов.

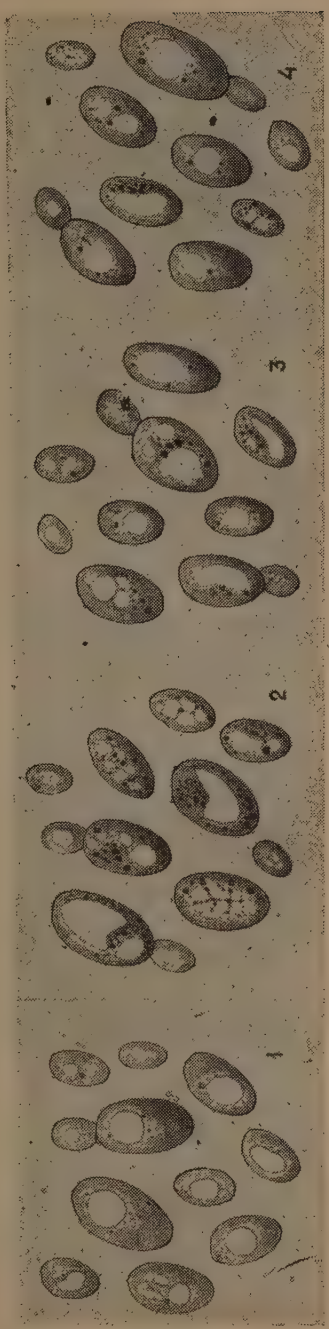
Для исследования брали односуточные, двухсуточные и трехсуточные культуры, выращенные на сусло-агаре при 24° С, кроме *Endomyces vernalis* (который культивировался при оптимальной для него комнатной температуре (14—15° С).

Более старые культуры исследовались только на размножение. Изучение же их строения не могло быть произведено в виду тех изменений структуры клетки, которые наступают в связи с возрастом.

Непосредственно перед опытом при соблюдении всех условий стерильности, культуры тщательно смывались с сусло-агара 100 куб. см соответствующей жидкой средой в 2 бутыли (контрольную и опытную). Жидкость обычно занимала

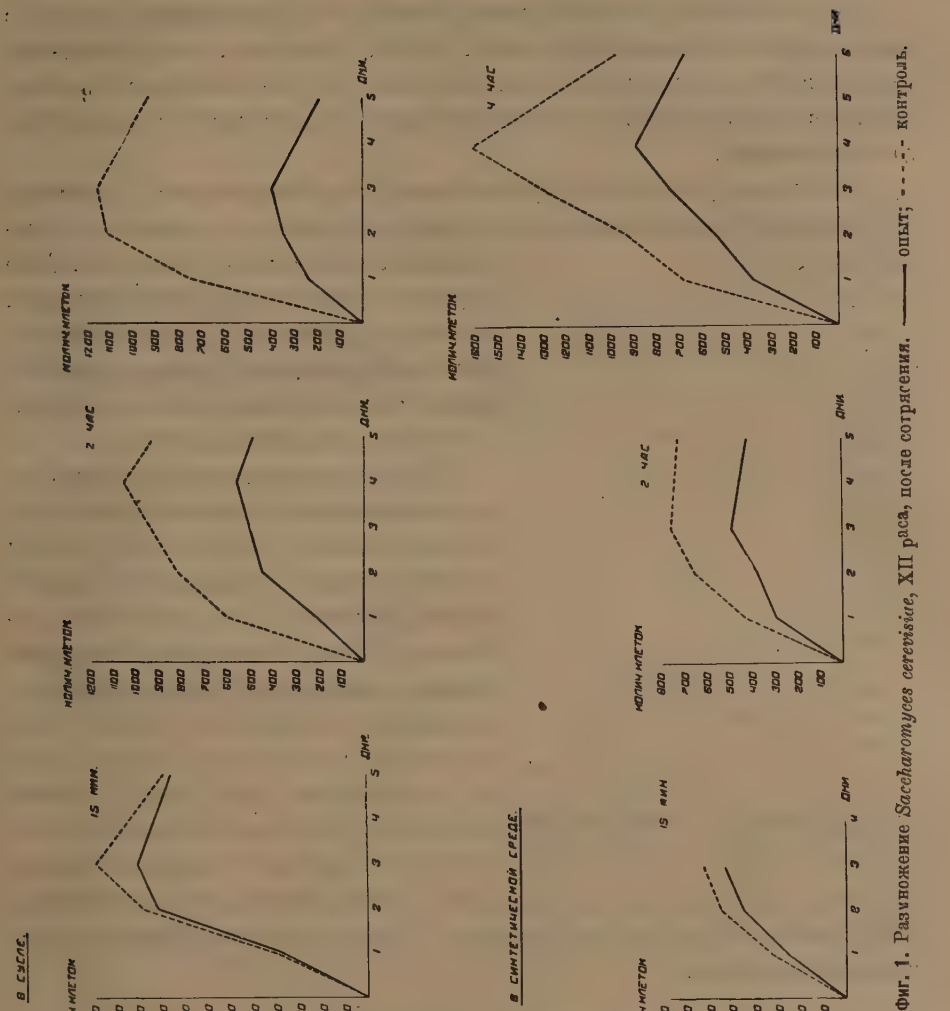


A



B

3
3a
2
2a
1
1a



Фиг. 1. Размножение *Saccharomyces cerevisiae*, XII раса, после сотрясения. —— опыт; - - - - - контроль.

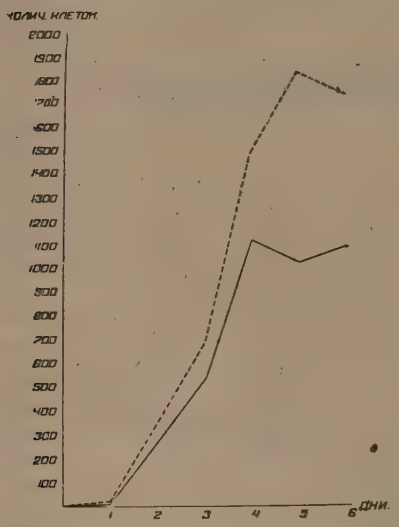
$^1/_6$ объема бутыли. На сусло-агаре культуры подвергались сотрясению в пробирках. Сотрясение проводилось при температуре 12—16° в шюттель-аппарате (мощность мотора HP $^1/_8$, размах 35 см).

Исследования опытных и контрольных культур производились всегда параллельно.

После окончания сотрясения изучались размер, форма и строение клеток, затем производились реакции на жир (окраска суданом III в молочной кислоте), метахроматин (окраска метиленовой синью с последующей обработкой $^1/_3\%$ серной кислотой) и гликоген (реакция люголевским раствором).

Для выявления погибших клеток применялось окрашивание препаратов водным раствором метиленовой сини 1 : 10 000. Кроме того, для установления, не разбиваются ли клетки во время сотрясения, на что указывает Мельтцер (опыты с *Bacil. megatherium*), были проведены подсчеты клеток в камере Тома до и после опыта.

Наблюдение за передачей приобретенных изменений потомству и стойкости этих изменений производились на культурах высеянных на сусло-агар, сусло-желатину, жидкое сусло и картофель. Было обращено внимание и на расообразование, которое изучалось как микроскопически, так и наблюдением на высевах в чашках Петри с сусло-агаром и сусло-желатиной, а также на гигантских колониях.



Фиг. 2. Размножение *Schizosaccharomyces Pombe* после сотрясения в сусле 2 часа
——— опыт - - - - - контроль.

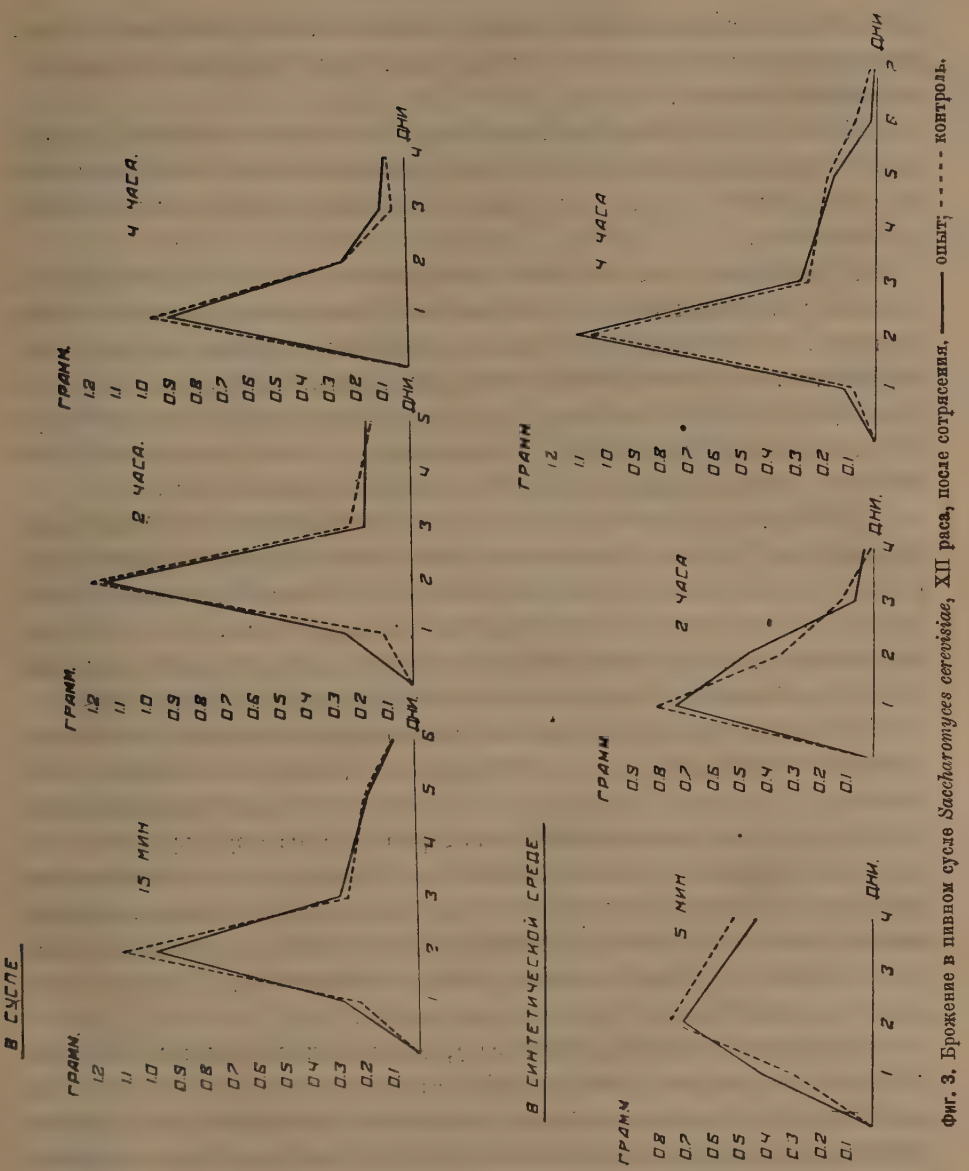
Все эти исследования проводились непосредственно после окончания опыта, через 6 часов и через 24 часа. Что касается изучения влияния сотрясения на размножение дрожжей и на их бродильную способность, то оно проводилось следующим образом: размножение учитывалось путем ежедневных подсчетов в камере Тома в культурах на пивном сусле (7 Bal. pH 5.6) в течение 5—6 суток. Брожение проводилось на пивном сусле pH 5.6, 11 Ball. в колбах с затвором Надсон-Бургвиц и учитывалось по потере CO_2, путем ежедневного взвешивания.

Осветляемость сусла при брожении и характер осадка наблюдался в специальных цилиндрах.

Влияние сотрясения на строение и развитие дрожжей

Изучение препаратов (около 3000) показало, что сотрясение мало отражается на размерах и форме клеток, но влияет преимущественно на строение их.

Как единичные явления надо отметить, что у *Saccharomyces cerevisiae* в опытных культурах иногда наблюдалось преобладание более мелких клеток (они были в тех же пределах размеров клеток, как и клетки контроля, т. е. $6.8\,\mu$—$12.0\,\mu \times 1.0\,\mu$—$5.1\,\mu$), но клетки размером $6.8\,\mu \times 1.8\,\mu$ встречались в большем количестве в опытных культурах, чем в контрольных. Изменение формы наблюдалось крайне редко, в отдельных случаях, и состояло в появлении у *Saccharomyces cerevisiae* удлиненных клеток, а у *Endomyces vernalis* в присутствии в культурах большего количества мицелиоподобных клеток. Механи-



Фиг. 3. Брожение в пивном сусле *Saccharomyces cerevisiae*, XII раса, после сотрясения, —— опыт, ----- контроль.

ческого разрыва и разрушения клеток, которые отмечаются некоторыми авторами, наблюдать не удалось.

В плазме прежде всего изменялись вакуоли. Они теряли свою правильную форму, превращаясь вместо круглых, как в контроле, в угловато-усеченные, ромбовидные или серповидное образования или же разбивались на ряд мелких вакуолей, заполняющих почти всю клетку (табл. I А). У *Endomyces vernalis*

вакуолизация усиливалась еще больше, придавая плазме иногда ячеистый вид. Обычно при таких изменениях вакуоль теряла четкое очертание и ее контуры становились неясными.

Почти у всех организмов наблюдалось увеличение зернистости главным образом за счет увеличения жира, мелкие капельки которого концентрировались не только вокруг вакуоли, как в контроле, но распределялись также диффузно по всей плазме.

В результате этих изменений плазма клеток теряла свою обычную для молодых контрольных культур гомогенность и становилась ячеистой и отчасти зернистой. Эти изменения наступали во всех случаях сотрясения, но при 15 мин. воздействия изменения выражены менее резко (табл. I А, 2), чем при воздействии 2-х — 4-х часовом (табл. I А, 3—4). Интенсивность изменений росла с увеличением срока воздействия. Эти изменения могут быть отнесены по Надсон-Штерн к I фазе изменений, которой они обычно и ограничивались.

Как правило, изменения являлись непродолжительными и в сравнительно короткий срок исчезали. Так, через 6 часов количество изменившихся клеток в культуре было уже значительно меньше,а через 24 часа еще меньше. В некоторых же случаях (сотрясение 15 мин.) они были единичными. Чем короче было воздействие (т. е. чем меньше было изменений в клетке и самих измененных клеток), тем быстрее клетки возвращались к обычному для них строению (табл. I В).

Это явление можно объяснить тем, что измененные во время опыта клетки дают уже «нормальное» для данной культуры потомство, и измененных клеток становится постепенно меньше или сами изменения являются реверзибельными. Нам кажется более обоснованным в большинстве случаев второе предположение, так как, во-первых, наблюдения проводились и в таких средах, как водопроводная вода и среда Ганзена, размножение в которых за промежуток времени, в течение которого велся опыт, крайне замедлено или почти отсутствует и, во-вторых, как увидим дальше, приведенные морфологические изменения, хотя и не в очень резко выраженной форме, потомству передавались.

Что касается клеточных включений, в них также наблюдались некоторые изменения. На содержание метахроматина сотрясение ни в одном случае не оказало влияния. Изменение количества гликогена наблюдалось только у *Nadsonia fulvescens*, оно резко понижалось во всех опытах, а иногда исчезало совершенно; однако эти изменения были непродолжительны, постепенно гликоген появлялся вновь и через 24 часа количество его равнялось контролю. У остальных организмов проследить за изменениями гликогена было трудно, ввиду незначительного его количества в молодых культурах *Saccharomyces cerevisiae*, *Monilia variabialis* и др.

Наиболее резко изменялось количество жира. Во всех культурах заметно увеличивалось количество капелек, а также довольно часто и их объем.

Эти изменения не наблюдались лишь при 15 мин. сотрясения. Они были более резко выражены непосредственно после опыта, с течением времени сглаживались и уже через 24 часа клетки иногда не отличались от контроля. Увеличение количества жира в клетках зависело от срока воздействия. Чем дольше было воздействие, тем сильнее были изменения и тем больше времени требовалось для возвращения к исходному состоянию.

Все описанные изменения появлялись в опытных культурах постоянно и с определенной закономерностью, поэтому было решено выяснить, ограничивается ли влияние сотрясения лишь опытными культурами или же передается в той или иной степени по наследству.

Культуры, подвергавшиеся сотрясению 15 мин. и имевшие незначительные изменения, давали потомство, не отличавшееся от контроля. При сотрясении 2 часа и особенно 4 часа, т. е. в том случае, где изменения культуры были более значительными, наблюдались некоторые отличия, но только в первом пересеве. Большею частью они не были резкими, но все же были достаточно ясно выражены первые двое-трое суток. Изменения заключались обычно в более сильной вакуолизации, причем вакуоль часто имела неправильную форму или появлялось несколько вакуолей. Одновременно увеличивалась зернистость (табл., II, 1); форма, размеры клеток и культурные признаки клеток никогда не изменялись.

Перечисленные изменения обнаруживались только в первые дни роста, с возрастом разница между контрольными и опытными культурами совершенно сглаживалась, у менее измененных культур на 5—6 сутки, у более измененных к 10—11 дню (табл. II, 2—3).

Эти изменения наблюдались в культурах, пересеянных непосредственно после окончания опыта; материал, высеянный через 6 часов давал изменения, уже значительно менее определенные, а высеянный через 24 часа, как правило, ничем не отличался от контроля. Проследить эти изменения в потомстве можно было хорошо у *Saccharomyces cerevisiae*, хуже у *Nadsonia fulvescens* и совсем нельзя у *Endomyces vernalis*.

Этим подтверждается зависимость изменений от срока воздействия и времени высева. При пересевах из односуточных культур первого высева, содержащих большое количество измененных клеток, никаких отличий от контроля установить не удалось. Во всех опытах было обращено внимание на расообразование, которое ни в одном случае не наблюдалось. Гигантские колонии тоже ничем не отличались от контрольных.

Измененные клетки передают эти изменения по наследству первым генерациям первого высева, но в значительно ослабленном виде. Изменения эти являются реверзибельными, так как с течением времени клетки возвращаются к исходному для них виду. При повторных пересевах измененных клеток наблюдать не удалось.

Влияние сотрясения на размножение (бесполое и половое)

Все варианты опытов сотрясения *Saccharomyces cerevisiae* и *Schizosaccharomyces Pombe* сопровождались высевом этих культур непосредственно после сотрясения в колбы с 50 куб. см пивного сусла (7 Ball.) для выяснения влияния сотрясения на размножение. Размножение учитывалось путем ежедневного подсчета клеток в камере Тома в течение 5—6 дней, когда обычно размножение уже прекращалось. Полученные результаты позволяют установить, что размножение как почкованием (у *Saccharomyces cerevisiae*), так и делением клеток (у *Schizosaccharomyces Pombe*) значительно задерживалось. Отставание в размножении начиналось в первого же дня роста, и разница в абсолютном числе клеток становилась все более резкой. Размножение в опытных культурах заканчивалось у *Saccharomyces cerevisiae* одновременно с контрольной культурой, а у *Schizosaccharomyces Pombe* на сутки раньше.

Помимо уменьшения абсолютного числа дрожжевых клеток в опытных культурах также наблюдалось и уменьшение количества почкующихся клеток.

Замедление бесполого размножения зависело от продолжительности воздействия и наблюдалось во всех опытах (фиг. 1 и 2). При сотрясении 15 мин. размножение задерживалось сравнительно незначительно и выравнивалось на 6—7 день. С увеличением продолжительности воздействия размножение значительно уменьшалось. Оно было ниже при 2-часовом сотрясении и еще более резко падало при 4-часовом.

Размножение, перечисленное на одну исходную клетку

1) *Sarchacomyces cerevisiae* XII раса после сотрясения в пивном сусле 4 часа

День роста	Контрольная культура	Опытная культура
1	1 кл.	1 кл.
2	742 »	245 »
3	1115 »	351 »
4	1150 »	400 »
5	937 »	197 »

2) *Schizosaccharomyces Pombe* после сотрясения в пивном сусле 2 часа

День роста	Контрольная культура	Опытная культура
1	1 кл.	1 кл.
2	4 »	2 »
3	676 »	522 »
4	1473 »	1107 »
5	1816 »	1012 »
6	1726 »	1082 »

Следовательно, сотрясение оказывает на размножение дрожжевых клеток (как почкованием, так и делением) угнетающее действие, которое возрастает с продолжительностью воздействия.

Влияние сотрясения на копуляцию наблюдалось у *Nadsonia fulvescens* и *Schizosaccharomyces Pombe*. В то время, как у *Schizosaccharomyces Pombe* копуляция протекала обычно, у *Nadsonia fulvescens* начало и окончание копуляции, а также спорообразование после сотрясения наступали раньше на 12—20 часов. На 3—4 сутки контрольные клетки начинали копулировать, но большинство из

них еще почковалось. В опытных же культурах в это время почти все клетки копулировали, а у некоторой части из них копуляционный процесс даже заканчивался. Эта разница с контролем сглаживалась на 6 сутки. Упомянутое уклонение наблюдалось не только в исходной культуре, но и в культуре следующего пересева, при этом более резкую разницу давали культуры, высеянные непосредственно после опыта или через 6 часов. Сотрясение оказывало влияние только на время появления копуляции и окончания ее.

То обстоятельство, что спорообразование у *Nadsonia fulvescens* (как вообще у микроорганизмов и в частности, у дрожжей) наступает в более старых культурах или при неблагоприятных условиях, дает основание в данном случае рассматривать более раннюю копуляцию и спорообразование как результат неблагоприятного действия сотрясения на культуру этих дрожжей.

Влияние сотрясения на бродильную способность дрожжей

Опыты брожения *Saccharomyces cerevisiae*, *Schizosaccharomyces Pombe* и *Nadsonia fulvescens* на пивном сусле pH 5.6, 11 Ball. в колбах с 50 куб. см дали результаты, показанные на фиг. 3 (стр. 661).

Как видно из приведенных данных брожение опытных культур почти не отличалось от контрольных, и лишь в некоторых случаях в опытных колбах забраживание наступало немного раньше, однако максимум брожения лежал зато несколько ниже; иногда наблюдалось и обратное.

Непостоянство упомянутых отклонений и незначительность их, лежащие до некоторой степени в пределах погрешности метода, с другой же стороны, та же самая интенсивность брожения при меньшем количестве дрожжевых клеток (принимая во внимание угнетение размножения) не позволяют сделать окончательных выводов о действии сотрясения на брожение и требует дальнейших специальных опытов в этом направлении. Эти исследования в настоящее время нами ведутся и результаты их будут сообщены дополнительно.

Особо поставленные опыты о влиянии сотрясения на продукты брожения (спирты, кислоты), а также на осветляемость сусла и характер осадка показали, что количество спирта и кислот, как и быстрота осветляемости, от сотрясения не изменяются. Небольшая и непостоянная разница наблюдалась лишь в характере осадка, который в опытных цилиндрах при трясении 2-х и 4-часовом был более рыхлым и всползал по стенкам сосуда.

Выводы

Полученные экспериментальные данные позволяют сделать следующие выводы:

1. Строение дрожжевой клетки под влиянием сотрясения изменяется. Наступает более сильная вакуолизация, вакуоли меняют форму (первая фаза угнете-

ния), часто становятся более мелкими и множественными, гомогенность плазмы исчезает, количество жира увеличивается, количество гликогена у некоторых дрожжей (*Nadsonia fulvescens*) уменьшается; форма и размеры клеток остаются без заметных изменений.

2. Изменения строения клетки в общем непродолжительны и зависят от срока воздействия. Они очень незначительны при кратком воздействии и выражены более резко при большей длительности (2—4 часа).

3. При дальнейших пересевах только изменения, выраженные в более сильной степени, передаются потомству и то только первым генерациям в первом пересеве и никогда не наблюдались при последующих пересевах.

4. Даже при максимальных изменениях строения клетки, она приобретает обычный вид уже через сравнительно короткое время. Образования новых, хотя бы нестойких рас с новыми морфологическими и культуральными особенностями, не наблюдалось.

5. Сотрясение значительно угнетает размножение дрожжевых клеток, как почкованием, так и делением. Замедление размножения пропорционально длительности воздействия.

6. Сотрясение ускоряет половой процесс и спорообразование у *Nadsonia fulvescens*.

7. На ход брожения и на продукты брожения сотрясение существенного влияния не оказывало.

8. Характер изменений структуры клетки (п. 1), задержка размножения (п. 5), ускорение спорообразования (п. 6) указывают на неблагоприятное влияние, оказываемое сотрясением на дрожжевую клетку.

9. Отрицание многими исследователями угнетающего влияния сотрясения на микроорганизмы может найти себе объяснение в том, что эти исследователи останавливались преимущественно на изменениях бродильной способности в то время, как сотрясение отражается главным образом на строении клетки в виде сравнительно непродолжительных и тонких изменений, а также на их размножении.

В заключение приношу мою искреннюю благодарность профессору Г. К. Бургвицу за руководство работой и ценные указания.

Микробиологическая лаборатория
Академии Наук СССР
24 VI 1933.

T. M. KONDRATJEVA. ÜBER DIE EINWIRKUNG DES SCHÜTTELNS AUF HEFEPILZE

ZUSAMMENFASSUNG

Die Aufgabe der vorliegenden Arbeit war die Wirkung des Schüttelns auf die Entwicklung, den Bau und einige physiologischen Eigenschaften der Hefepilze zu verfolgen.

Die schon veröffentlichten Arbeiten weisen auf eine Meinungsverschiedenheit früherer Forscher über die Wirkung der Bewegung, resp. Schüttelns auf die Vermehrung und Gärung der Mikroorganismen hin und veranlassten uns, diese Frage für nicht genügend aufgeklärt zu halten. Nach Nägeli, Hansen, Buchner, Appel, Prandtl übt die Bewegung keine schädliche Wirkung auf die Mikroorganismen aus, dagegen erkennen Hoppe-Seyler, Horvat, Reinke, Rüssel, Meltzer und Windisch die Fähigkeit des Schüttelns eine mehr oder minder starke Unterdrückung bei den Mikroorganismen hervorzurufen.

Erste ist wohl dadurch zu erklären, das der hauptsächlich Gärungsfähigkeit Beachtung geschenkt wurde, während nach unseren Daten das Schütteln vornehmlich den feinen Bau der Zelle und dann die Vermehrung beeinflusst.

Wir beobachteten die Wirkung des Schüttelns in Schüttelapparat (HP $^1/_8$. Ampl. 35 cm) bei verschiedener Zeitdauer von 15 Min. bis 4 Stunden an *Saccharomyces cerevisiae* XII Rasse, *Schizosaccharomyces Pombe*, *Nadsonia fulvescens*, *Monilia variabilis* und *Endomyces vernalis* und kamen zum Schluss, dass die Veränderungen vornehmlich den Bau der Zelle beeinflussen. Sie kommen in stärker Vakualisation zum Ausdruck; die Vakuolen verändern ihre Form (erste Phase der Unterdrückung), (Tafel 3) werden feiner, vermehren sich in Zahl, die Homogenität des Plasma schwindet, die Fettmenge nimmt zu; dagegen nimmt das Glykogen nur bei *Nadsonia fulvescens* ab. Form und Grösse der Zellen bleiben unverwändert. Die erwähnten Veränderungen im Bau der Zelle hängen von der Zeitdauer des Schüttelns ab; sie sind sehr unbedeutend bei kurzdauerndem Schütteln und, schärfer ausgedrückt bei längerer Versuchsdauer (2—4 Stunden). Sie halten aber nicht lange an; selbst maximale Veränderungen sind reversibel, und nach verhältnismässig kurzer Zeit nimmt die Zelle ihr gewöhnliches Aussehen an. Nur stärkere Veränderungen vererben sich und dabei nur auf die ersten Generation der ersten Aussaat.

Eine bedeutende Unterdrückung erfährt die Vermehrung der Hefezellen (Sprossung, wie auch Teilung), wobei die Verzögerung der Vermehrung der Einwirkungsdauer proportional ist (Tafel 1. u 1a).

Der Verlauf des Sexualprogresses und der Sporenbildung verläuft bei *Nadsonia fulvescens* schneller (ungefähr auf 12—20 Stunden).

Auf den Gärungsprogress und die Endprodukte der Gärung hatte das Schütteln keinen wesentlichen Einfluss ausgeübt.

Die angeführten Daten gestatten uns, das Schütteln in den Grundzügen als einen ungünstigen, auf die Entwicklung der Hefezelle schädlich wirkenden Faktor anzusehen.

ЛИТЕРАТУРА

1. Lafar, F. Handbuch der Technischen Mycologie, 1, 1908.
2. Windisch, Fr. Einfluss der Belüftungs-Massnahmen im Gärkeller auf Hefebeschaffenheit und Bierqualität. Woch. f. Br., 1930, № 4, S. 33; № 5, S. 45.
3. Windisch, Fr. Zweiteilung des Bewegungseffektes bei der Bier Gärung in Lüftungs. Faktor und «spänende Wirkung». Woch. f. Br., 1930, № 9, S. 94.
4. Biologie der Hefe in strömenden Nährböden. Woch. f. Br., 1929, № 39, S. 396.
5. Sartory. Botan. Centralbl., **110**, 1909, S. 440, 441.

ИЗВЕСТИЯ АКАДЕМИИ НАУК СССР. 1934

BULLETIN DE L'ACADÉMIE DES SCIENCES DE L'URSS

Classe des sciences mathématiques et naturelles

Отделение математических и естественных наук

О ДЕЙСТВИИ КОКАИНА НА ДРОЖЖИ

Н. Н. СТАДНИЧЕНКО

(*Представлено академиком* Г. А. Надсоном).

Вопрос о действии алкалоидов на микроорганизмы, и в особенности на бродильные, разработан до сих пор очень слабо. Большинство исследователей, работавших в этой области, ограничивались изучением токсического (дезинфицирующего) действия различных алкалоидов на микроорганизмы и совершенно недостаточно исследовали их действие на физиологические процессы и в частности брожение.

По предложению старшего микробиолога Г. К. Бургвица нами было исследовано действие на дрожжи одного из алкалоидов — кокаина.

В план исследования входило:

1) Определение токсичности кокаина для дрожжей.

2) Ассимиляция слабых доз кокаина как источника органогенов.

3) Влияние кокаина: а) на размножение дрожжей, б) на их ферментативную способность и в) на строение и развитие дрожжей, включая расообразование.

В качестве объекта для изучения действия кокаина были избраны дрожжи верхового брожения — *Saccharomyces cerevisiae* XII Берлинская раса, хорошо изученная акад. Г. А. Надсоном и его школой в смысле реакций расы на воздействие различных физических и химических факторов.

Но некоторые вопросы, как токсичность кокаина и возможность его усвоения дрожжами, изучались также и на других видах дрожжей: *Schizosaccharomyces octosporus*, *Zygosaccharomyces mandshuricus*, *Saccharomycodes Ludwigii*, *Willia anomala*, *Pichia mandschurica*, *Torula pulcherrima*, *Torula glutinis*. Кокаин применялся в виде солянокислой соли — Cocainum hydrochloricum, Ленинградского треста Медснабжения.

I. Токсичность кокаина

Литературные данные по вопросу о токсическом действии алкалоидов на микроорганизмы хотя и довольно многочисленны, но относятся главным образом

к бактериям. Здесь следует отметить работы: Lubbert — о действии морфия и хинина на стафилококков, Dubois — хинина на спориллы и трипанозомы, Садикова — стрихнина на многие бактерии и грибки, Fuhrmann — морфия на *Spirillum volutans;* Haim — большинства алкалоидов на многие бактерии преимущественно кишечной группы, Lode и Howard — морфия и кодеина на *Proteus vulgaris*, и Amako — морфия на *Bact. pyocyanéum*, и др.

Значительно меньше работ в этой области посвящено дрожжам и грибкам. Так, Fermi и Pomponi изучали токсичность никотина, хинина, стрихнина и морфия по отношению к *Saccharomyces cerevisiae*, *Saccharomyces ellipsoideus* и розовым дрожжам (очевидно *Torulopsis*) и *Oidium albicans*. По их наблюдениям, наиболее ядовитым для этих организмов является никотин. Прибавление его в количестве $^1/_2$ % к питательному агару останавливало развитие названных организмов на этой среде.

Чувствительность указанных микроорганизмов к другим алкалоидам была очень различна, но установить какую-либо закономерность авторам не удалось.

Grasset отмечает слабую токсичность кокаина для дрожжей и грибков. Последние, по его наблюдениям, развиваются даже в концентрированных растворах кокаина.

Мы исследовали токсичность кокаина по отношению к восьми видам дрожжей.

Методика применялась следующая: из двухсуточной культуры дрожжей каждого вида, выращенных на сусло-агаре, приготовлялась водная взвесь одинаковой густоты (около 300 тыс. клеток на 1 куб. см воды). К 10 куб. см такой водной взвеси дрожжей добавлялось соответствующее количество кокаина, после чего культуры сохранялись при комнатной температуре.

Рост дрожжей наблюдался по высевам, которые производились периодически из каждой пробы путем внесения 1—2 капель эмульсии в жидкое пивное сусло. Таким образом, токсичность определялась по выживанию клеток в растворах кокаина различной концентрации.

Контролем служило выживание дрожжей в воде (без кокаина) при той же густоте эмульсии.

Результаты опыта приведены в табл. 1 (см. стр. 671).

Из приведенных данных можно заключить о слабой токсичности кокаина для дрожжей, что вполне согласуется со старыми наблюдениями Grasset и других авторов. Только в довольно концентрированных растворах (3—5%) клетки погибают быстро (в несколько часов); для убивающего действия более слабых концентраций требуется значительно более продолжительное время. Во-вторых, различные дрожжи обладают различной выживаемостью в одной и той же концентрации кокаина, причем установить какую-либо закономерность в этом отношении не представилось возможным. В третьих, токсичность кокаина увеличивается почти параллельно с увеличением его концентрации, что не согласуется

Таблица 1

Выживание дрожжей в разных растворах кокаина

Дрожжи	Контроль	Концентрация кокаина				
		1/2%	1%	2%	3%	5%
Saccharomycns cerevisiae . . .	Дольше 6 мес.	4 1/2 мес.	3 мес.	14 сут.	2 1/2 сут.	8—10 час.
Schizosaccharomyces octosporus	25 сут.	22 сут.	11 сут.	4 »	6—8 час.	Не исследовано
Zygosaccharomyces mandshuricus	Дольше 6 мес.	1 1/2 мес.	19 »	11 »	4 сут.	
Saccharomycodes Ludwigii . . .	5 »	23 мес.	4 »	1 »	6—8 час.	
Willia anomala	Дольше 6 »	1 1/2 мес.	1 1/2 мес.	15 »	6 сут.	
Pichia mandshurica	То же	2 мес.	2 мес.	16 »	6 »	
Torula pulcherrima	3 »	12 сут.	3 сут.	2 »	6—8 сут.	
Torula glutinis	Дольше 6 »	5 мес.	3 1/2 мес.	15 »	1 1/2 сут.	

с утверждением Haim о том, что каждый алкалоид обладает оптимальной токсической концентрацией для отдельных видов микроорганизмов.

Дополнительные наблюдения над токсичностью кокаина для *Saccharomyces cerevisiae* XII подтвердили наблюдения других авторов (Садиков, Haim и др.) о большой зависимости токсического действия алкалоидов на микроорганизмы от среды, в которой это действие происходит. Так, при высеве эмульсии дрожжей из 5% кокаина в жидком пивном сусле наблюдался рост еще через 48 часов, тогда как в 5% водном растворе — 100% клеток погибали через 8—12 часов (густота взвеси дрожжей в обоих случаях одинакова). В сусле с 2% кокаина дрожжи выживали до 2 месяцев. Был приведен также учет гибели клеток *Saccharomyces cerevisiae* XII в зависимости от продолжительности действия кокаина. Эмульсия высевалась на чашки Петри с сусло-агаром, затем производился подсчет колоний через 2 суток.

Результаты приведены в табл. 2 (см. стр. 672).

Из приведенных данных видно, что гибель клеток во времени происходит неравномерно, а именно — главная масса клеток погибает в начале, к концу же остается сравнительно небольшое количество более устойчивых клеток.

В связи с токсическим действием кокаина на дрожжи наблюдалось также влияние различных концентраций кокаина на строение клетки *Saccharomyces cerevisiae* XII.

Г. А. Надсон впервые обнаружил своеобразную, учитываемую ad oculum реакцию протоплазмы дрожжей на раздражение лучистой энергией (лучами Рентгена). В зависимости от силы и продолжительности действия раздражителя имеются 3 фазы реакции:

1) Возбуждение протоплазмы, выражающееся изменением очертания вакуоли.

Таблица 2

Концентрация кокаина в растворе	Время действия	Количество колоний в чашке Петри		% гибели клеток
		В контроле (вода)	В опыте	
1%	12 часов	2816	2478	12
	24 »	2830	1669	41
	48 »	2612	431	82
	120 »	1864	243	88
	240 »	1137	87	92
3%	3 часа	1972	1113	43
	12 »	2006	570	71
	24 »	1890	230	88
	48 »	1912	212	89
	120 »	1571	0	100
5%	3 часа	2987	442	88.2
	1 »	3101	171	94.5
	24 »	2836	0	100

Примечание: Каждая цифра — среднее из подсчета 5 чашек Петри.

2) Угнетение клетки, характеризующееся увеличением размеров вакуоли всей клетки, мелкой зернистостью протоплазмы и появлением в плазме капелек жира (липофанероз).

3) Явно патологическая, некробиотическая фаза, выражающаяся сморщиванием клетки, появлением грубой зернистости и накоплением жира в протоплазме, уменьшением и полным исчезновением вакуоли.

В то время как первые две фазы обратимы, третья обыкновенно необратима, и клетка погибает.

В дальнейшем работами школы Г. А. Надсона эта реакция была обнаружена при воздействии на живую дрожжевую клетку и ряда химических веществ — анилиновых красок, хлороформа, цианистых солей (Мейсель), адреналина (Имшенецкий).

По нашим наблюдениям протоплазма дрожжевой клетки реагирует на действие кокаина так же, как при описанном выше действии других химических раздражителей.

В связи со слабой токсичностью кокаина при концентрациях его до 2%, можно обнаружить лишь первую фазу — изменение очертания вакуоли, 2-я фаза при этих концентрациях обнаруживается лишь спустя длительное время —

24 часа и больше. Но так как и клетки, помещенные в чистую воду, через такой же срок часто обнаруживают явления 2-й фазы, то влияние таких концентраций не проявляется резко.

Применяя 3% раствор кокаина, можно наблюдать зато все три типичные фазы реакции протоплазмы. Обыкновенно уже спустя 5 мин. появляется 1-я фаза, длящаяся недолго — 10—15 мин.; постепенно ее сменяет 2-я фаза, которая через 15—20 мин. переходит в 3-ю. Обыкновенно через 1—1½ часа от начала действия кокаина можно под микроскопом видеть много маленьких, вытянутых, очень зернистых со щелевидной вакуолей клеток.

При действии более концентрированных растворов кокаина (5% и больше) первая и вторая фаза сильно укорачиваются, так что в большинстве случаев их трудно уловить, и сразу наблюдается как бы перевод нормальной клетки в некробиотическую фазу, т. е. на глазах происходит зернистое перерождение протоплазмы, скопление в ней капель жира, потеря очертаний и постепенное исчезновение вакуоли и, наконец, изменение формы клетки (из овальной клетки становится вытянутой). Обыкновенно в таких случаях 50—60 мин. спустя от начала наблюдения большинство дрожжевых клеток имеют вид мертвых, грубозернистых, сморщенных без вакуолей, удлиненных клеток, очень быстро и интенсивно окрашивающихся слабым водным раствором метиленовой синьки. Необходимо еще отметить, что и при этих наблюдениях обнаружилось защитное действие сусла на клетки. Для наблюдения фаз реакции протоплазмы, наступающих в клетке под влиянием действия кокаина в сусле, необходимо применять приблизительно вдвое большую концентрацию кокаина, чем в воде.

II. Использование дрожжами кокаина как источника питания

В виду слабой токсичности кокаина для дрожжей возникает вопрос — не могут ли дрожжи использовать кокаин в слабых концентрациях в качестве источника питания.

Давно известно, что многие алкалоиды могут разлагаться и даже ассимилироваться некоторыми бактериями и плесенями. Так, Ottolenghi нашел, что гнилостные бактерии разлагают атропин и стрихнин, а *Aspergillus niger* — наркотин и кодеин.

Ehrlich специально исследовал вопрос о возможности ассимиляции некоторыми микроорганизмами алкалоидов — пиридина, кониина, никотина, хинина, бруцина и морфия. Положительные результаты были получены у *Willia anomala*, *Pichia farinosa*, *Mycoderma* sp., *Oidium lactis*, *Aspergillus niger*, *Penicillium glaucum*.

Мы провели опыт с *Saccharomyces cerevisiae* XII, *Zygosaccharomyces mandshuricus*, *Willia anomala*, *Pichia mandshurica*, *Torula pulcherrima*, *Torula*

glutinis. Минимальное количество дрожжей засевалось в колбочки в 20 куб. см следующего минерального раствора: фосфорнокислого калия 0.03, сернокислого магния 0.01, хлористого натрия — 0.01, сернокислого железа — следы, глюкозы — 2.00, дистиллированной воды — 100.0 а в качестве источника азота — солянокислого кокаина — 0.1.

Одновременно перечисленные дрожжи были посеяны в две контрольные колбочки — контроль А — указанный минеральный раствор, но без какого-либо источника азота, и контроль В с 1% сернокислого аммония вместо кокаина.

После 30 дней при 25° С обнаружено:

1) Во всех контрольных посевах А (без азота) — роста нет.

2) Во всех колбочках с аммонийным азотом (контроль В) — рост — пленка и осадок у *Willia* и *Pichia* и осадок у остальных

3) В колбочках с кокаином у *Torula glutinis*, *Torula pulcherrima*, *Zygosaccharomyces mandshuricus*, *Saccharomyces cerevisiae* XII — слабый рост в виде осадка, у *Willia anomala* — на поверхности пышная пленка и небольшой осадок на дне; у *Saccharomycodes Ludwigii* и *Pichia mandshurica* — роста совершенно не заметно.

Таким образом, этот опыт усвоения кокаина *Saccharomyces cerevisiae*, *Zygosaccharomyces mandshuricus*, *Torula pulcherrima* и *Torula glutinis* подтверждает данные Ehrlich'а об ассимиляции алкалоидов некоторыми дрожжами.

Опыт был повторен на *Saccharomyces cerevisiae* XII с учетом «урожая» по взвешиванию.

Посев производился минимальным количеством дрожжей (культуры на суслеагаре) в колбочки со 100 куб. см минерального раствора с 0.1 кокаина (опытная), контроль А — без азота, контроль В — с 0.1 сернокислого аммония.

После 40 дней, при 25°, во всех колбочках был обнаружен рост в виде осадка, наиболее обильного в контроле В, хорошо заметного в опытной колбочке и очень слабого в контроле А. Дрожжевая масса отфильтровывалась на плотных бумажных фильтрах, предварительно высушенных до постоянного веса и затем в свою очередь высушивалась при 37° вновь до постоянного веса.

Вес высушенной таким способом дрожжевой массы равнялся:

опытн.	43 мг	40%
контроль А . . .	12 »	11
контроль В . . .	107 »	100

В этом случае несомненно имело место размножение дрожжей в среде без источника азотного питания.

При повторении опыта рост дрожжей был более ясно выражен в среде с кокаином, чем в среде без азота, что позволяет считать использование *Saccharomyces cerevisiae* XII кокаина в малых дозах установленным. При этом, как показывает опыт, усвоение дрожжами этого источника азота незначительно, и размножение дрожжей слабее, чем в присутствии солей аммония.

III. Влияние кокаина на размножение клеток

Задержка размножения микроорганизмов в средах с прибавлением различных алкалоидов отмечена многими авторами и вполне понятна как результат токсического действия алколоида на клетку. Указаний на обратное явление — стимуляцию размножения под влиянием алколоидов нами в литературе не встречалось.

Между тем известно, что малые дозы многих химических реагентов возбуждают клетку, ускоряя некоторые ее физиологические функции. Поэтому мы прежде всего старались выяснить, не стимулируют ли малые дозы кокаина размножение клеток, и, во вторых, найти концентрацию, при которой происходит угнетение размножения.

Каждые 12 часов в камере Тома производился подсчет клеток в культурах на пивном сусле с добавлением различного количества кокаина. Кроме того весовым путем определялся «урожай» дрожжей.

Найти какую-либо разницу в скорости размножения дрожжей в присутствии кокаина при концентрации от 0.005% до 0.1% и без него (контроль) не удалось, несмотря на большое число произведенных определений. Начиная с концентрации в 0.1% и выше, во всех случаях были получены довольно однообразные результаты.

Приведем данные одного опыта (табл. 3).

Таблица 3

Размножение *Saccharomyces cerevisiae* XII на пивном сусле 7° по Баллингу при 19—20°.

Время подсчета клеток	Без кокаина		С кокаином							
	Контроль		0.1%		0.2%		0.5%		1%	
	число клеток	увеличение	число клеток	увеличение	число клеток	увеличение	число клеток	увеличение	число клеток	увеличение
При посеве	6		3.6		4.4		3		5	
Через 12 ч.	74.2	12.3	31.6	8.8	35.2	8	7	2.33	5	1
» 24 »	816	11	432	13.2	493	14	80	11.4	16	3.2
» 36 »	8850	10.8	6012	13 9	5916	12	1344	16.8	91	5
» 48 »	16170	1.8	8874	1.5	11240	7.9	3704	2.75	1168	11.7
» 72 »	16750	1.03	16960	1.91	17390	1.5	10720	2.8	2647	2.26
» 96 »	17110	1.07	18280	1.1	18920	1.5	17060	1.59	6312	2.28

Примечание. В графе «число клеток» каждая цифра — среднее из 5 подсчетов на целую сетку камеры Тома; в графе «увеличение» показано увеличение по сравнению с предыдущим определением.

Из этих данных видно, что прибавление к среде от 0.1 до 0.5% кокаина замедляет скорость размножения клеток в среднем на 12 часов, после чего скорость размножения по сравнению с контролем несколько повышается. На 4-е сутки при данной температуре количество клеток в среде с кокаином (до 0.5%) и в контроле почти одинаково. Добавление 1% кокаина в сусло задерживает размножение клетов очень значительно. Так, первые 12 часов после посева размножения совершенно не происходит. Это подтверждается и наблюдением под микроскопом в висячей капле. Только спустя 36 часов скорость размножения почти достигает скорости размножения в контроле в первые сутки. Общее же количество клеток при указанной концентрации кокаина сравнивается с контролем только на 7—8 сутки (при температуре 19—20°).

При добавлении к суслу 2% кокаина в одних случаях нам не удалось вовсе наблюдать размножения клеток до 10 дней, в других же случаях, начиная с 4—5 дня, замечалось чрезвычайно слабое размножение, и к 10-му дню общее количество клеток увеличивалось в 10—20 раз по сравнению с начальным.

Во всех случаях при содержании 2% кокаина в сусле часть клеток оставалась жизнеспособной до $1^1/_2$—2 месяцев.

Определение урожая путем взвешивания отфильтрованной и высушенной до постоянного веса при 37° дрожжевой массы на 5-й день роста при концентрации кокаина от 0.1 до 1% дало следующие результаты (из 5 определений): при 0.1 и 0.5% вес урожая одинаков с контролем, при 1% — почти вдвое меньше контроля, при 0.2% — на 8—10% больше, чем в контроле.

Так как и при подсчете в камере Тома при этой же дозе кокаина общее число клеток почти всегда к 4—5-му дню роста превышало таковое в контроле — можно считать эту дозу кокаина (0.2%) несколько стимулирующей размножение, но механизм этой стимуляции остается невыясненным:

Итак, малые дозы кокаина (от 0.0005% до 0.1%) не оказывают заметного влияния на размножение клеток; начиная с концентрации 0.1% и выше кокаин задерживает размножение, причем это угнетающее действие возрастает с увеличением концентрации. В концентрациях 0.1, 0.2 и 0.5% вслед за периодом угнетения наступает некоторое ускорение размножения клеток по сравнению с контролем. При дозах в 1% и выше такого ускорения не наступает, ввиду чего эти дозы можно считать токсическими.

IV. Влияние кокаина на брожение

Встречающиеся в литературе указания о влиянии алкалоидов на бродильную способность дрожжей крайне скудны. Так, Grasset указывает, что прибавление больших количеств кокаина задерживает или приостанавливает брожение. Fuhrmann отмечает, что малые дозы некоторых алкалоидов (азотнокислый ко-

каин и стрихнин) повышают дыхательный коэффициент у дрожжей, а также стимулируют бродильную способность.

Мы изучали влияние кокаина на бродильную способность *Saccharomyces cerevisiae* XII, пользуясь общепринятой методикой — сбраживанием пивного сусла (12—13° по Баллингу) в бродильных колбочках с затвором Мейссля. Результаты учитывались весовым способом по потере CO_2. Кокаин вносился в сусло в различных дозах.

Несколько проведенных опытов дали одинаковые результаты; приводим данные одного из них (табл. 4):

Таблица 4

На 100 куб. см сусла 13° по Баллингу

Количество кокаина в сусле %	Потеря CO_2 в г через:							
	12 час.	1 сут.	2 сут.	3 сут.	4 сут.	5 сут.	6 сут.	Всего
0.005	0.13	1.14	1.97	0.33	0.21	0.14	0.09	4.01
0.01	0.01	1.32	1.91	0.29	0.32	0.23	0.05	4.21
0.02	0.04	1.28	1.73	0.40	0.29	0.13	0.07	3.94
0.05	0.11	1.37	1.89	0.32	0.23	0.11	0.04	4.07
0.1	0.04	1.23	1.96	0.51	0.27	0.18	0.11	4.21
0.2	0.02	1.07	2.00	0.54	0.48	0.20	0.09	4.40
0.5	0.02	1.93	1.60	0.81	0.24	0.21	0.15	4.06
1	0.04	0.69	0.98	0.13	0.34	0.33	0.13	3.78
Контроль	0.08	1.25	1.84	0.43	0.31	0.14	0.07	4.12

Примечание. Сусло 13° Балл. 100 куб. см, посев 0.5 куб. см 24-часовой культуры дрожжей в жидком сусле. Брожение происходило при температуре 25°.

Из табл. 4 и диаграммы (фиг. 1 на стр. 678) можно видеть, что прибавление к суслу кокаина до 0.1% включительно никакого влияния на сбраживание его дрожжами — ни стимулирующего, ни задерживающего — не оказывает.

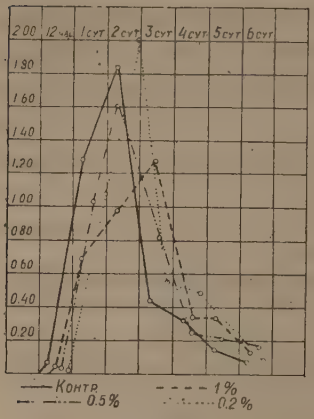
0.2% кокаина вызывает ясно заметную задержку брожения в первые сутки, но к концу вторых суток эта задержка сменяется некоторым повышением брожения.

Общая потеря CO_2 по окончании брожения при этом количестве кокаина во всех опытах немного (на 6—8%) превышала таковую контроля.

0.5% кокаина в сусле вызывает ясную задержку брожения в течение первых, а частично и вторых суток, но общая потеря CO_2 почти равна контролю (выравнивание).

Прибавление 1% кокаина сильно задерживает брожение в течение двух суток, так что максимум его происходит не на вторые сутки, как в норме, а на третьи. Общая потеря CO_2 меньше контроля.

При сравнении этих данных с предыдущими опытами о влиянии кокаина на размножение *Saccharomyces cerevisiae* XII обращает внимание почти полная аналогия в ходе этих двух процессов. В тех случаях, где происходит задержка размножения клеток — наблюдается и задержка брожения (концентрации 0.5—1%); наоборот, при дозе 0.2%, немного стимулирующей размножение — сбраживание сусла также увеличивается. Из этого факта можно сделать предположение, что первичным здесь является влияние кокаина на размножение клеток.



Фиг. 1.

Для проверки этого предположения, опыты брожения были повторены с некоторыми видоизменениями методики, а именно — в сусло с кокаином засевалось сразу большое количество дрожжей — 10 куб. см 48-часовой культуры на пивном сусле (в периоде сильного брожения) с целью достигнуть более быстрого брожения, не связанного с необходимостью предварительного размножения клеток. Результаты резко отличаются от предыдущих опытов (табл. 5):

Таблица 5

Температура 27—28° С

Количество кокаина в сусле в %	Потеря CO_2, в г через:								
	3 час.	6 час.	12 час.	24 час.	36 час.	48 час.	72 час.	96 час.	Всего
0.005	0.08	0.44	1.16	1.50	0.36	0.21	0.10	0.04	3.89
0.01	0.11	0.69	1.36	1.18	0.31	0.26	0.06	0.06	4.03
0.05	0.14	0.53	1.37	1.37	0.24	0.26	0.07	0.03	4.01
0.1	0.17	0.51	1.30	1.21	0.44	0.27	0.13	0.04	3.98
0.2	0.23	0.49	1.17	1.21	0.48	0.32	0.06	0.03	3.99
0.5	0.18	0.59	1.27	1.38	0.37	0.31	0.04	0.06	4.20
1	0.21	0.70	1.31	1.19	0.29	0.36	0.05	0.02	4.03
Контроль	0.19	0.65	1.24	1.34	0.37	0.20	0.05	0.06	4.10

Брожение сусла, как контрольного, так и с прибавлением кокаина, в общем одинаково.

Те же результаты дало и прибавление кокаина (до 2%) к суслу, находящемуся в сильном брожении (через 48 час. после засева дрожжей); никакой разницы по сравнению с контролем обнаружено не было.

Эти опыты можно считать подтверждающими предположение о различном действии кокаина на разные функции клетки — размножения и ферментативную, т. е. дело идет, очевидно, о различных дозах, необходимых для угнетения той и другой функции отдельно. Но так как вопрос в действии кокаина на бродильную способность дрожжей этими опытами не разрешен, были произведены опыты брожения «наркотизированными» дрожжами.

Для этого большое количество дрожжей (культура *Saccharomyces cerevisiae* XII на сусло-агаре или 5.0 г свежих прессованных дрожжей) мы обрабатывали растворами кокаина различной концентрации в течение 1 часа и более. После этого дрожжи осаждались центрофугированием,[1] промывались дважды водой и немедленно вносились в колбу со 100 куб. см 2% раствора глюкозы. Образующийся при брожении газ (CO_2) из закрытой резиновой пробкой колбы по отводной трубке поступал в наполненный водой и опрокинутый над водой градуированный цилиндр или большую бюретку, вытесняя воду. Таким образом, по объему газа в цилиндре учитывался ход брожения.[2]

Следующая сводка (табл. 6) показывает данные опыта сбраживания раствора 2% глюкозы дрожжами, обработанными кокаином 1 час.

Таблица 6

Сбраживания раствора 2% глюкозы дрожжами, обработанными кокаином 1 час.

Каким раствором обработан: в %	Количество CO_2 в куб. см через						Примечание
	15 м.	30 м.	45 м.	60 м.	75 м.	90 м.	
1	0	6	16	23	24	27	В пределе 75—90 минут от начала брожения во всех опытных колбах показатели близки к контролю
2	2	8	13	19.5	29	31	
3	0	1.5	10	15	28	26	
5	0	0.5	4	7	27	26	
Контроль	2	8	14.5	21.5	28	32	

Из приведенных данных следует, что часовая обработка дрожжей 1% и 2% раствором кокаина в общем не вызывает задержки брожения. Наоборот, при обработке 3% и 5% раствором наблюдается некоторое замедление брожения. Однако, оно имеет место только вначале и проходит приблизительно через 60 мин. после окончания «наркоза».

Так как замедление брожения при этих опытах было всегда переходящим и по условиям опыта можно исключить как размножение, так и гибель клеток, то эту задержку брожения можно, очевидно, считать результатом действия кокаина непосредственно на ферментативную способность дрожжей.

1 Ручной центрофугой 3—5 мин.

2 Эту методику мы позаимствовали у Г. К. Бургвица.

Попытки получить стимуляцию брожения, применяя длительную и короткую обработку дрожжей различными растворами кокаина (в том числе и очень слабым), не дали ни разу положительных результатов.

V. Спорообразование

При изучении влияния кокаина на спорообразование у *Saccharomyces cerevisiae* XII во всех случаях ни задержки ни ускорения или уменьшения спорообразования не обнаружено.[1] Методика: посев на среду Городковой[2] с добавлением кокаина от 0.005% до 1½%, подсчет количества асков на 1000 клеток через 1, 2, 3, и т. д. дней роста при 25—27°; те же результаты и при высеве на агар Городковой дрожжей, росших в жидком сусле с различным количеством кокаина.

VI. Получение вариантов под влиянием кокаина

Одновременно с изучением токсичности кокаина для дрожжей изучалась также изменчивость *Saccharomyces cerivisiae* XII под влиянием кокаина. Для этого периодически в чашки Петри на пивном сусло-агаре делались высевы дрожжей, находившихся различное время в различных растворах кокаина как водных, так и в жидком сусле, а также из контрольных культур (вода, пивное сусло).

Через 5—7 дней роста, при 25°, колонии, чем-либо отличающиеся от нормальных, отсеивались на жидкое сусло, затем вторично высеивались на чашки с сусло-агаром и при обнаружении колоний, сходных с таковыми первого высева, отсеивались как варианты и изучались в морфолого-физиологическом и культурном отношениях.

Таким образом было получено 24 варианта, о которых считаем возможным сделать только предварительное сообщение.[3]

Необходимо сразу отметить, что 22 варианта получены из культур, находившихся различные сроки в водном растворе кокаина, и 2 варианта—из культур, находившихся в воде (контроль); из дрожжей, находившихся в пивном сусле с кокаином, варианты ни разу получены не были.

Два варианта (№ 6 — дрожжи находились 7 суток в растворе 1% кокаина; № 22 — дрожжи находились в воде) оказались нежизнеспособными и скоро погибли.

Варианты №№ 1, 3, 5, 7, 8, 9, 11, 15, 16, 17, 18, 19, вначале незначительно отличавшиеся от исходного штамма (обыкновенной формой колоний и более слабой бродильной способностью), через несколько посевов (в течение 10—

[1] Количество спороносных клеток на 1000 клеток в среднем из 5 проб колеблется от 10 до 12 против 11 в контроле.

[2] Изучению этих вариантов будет посвящена отдельная работа.

[3] Мясопептонный агар с ¼% глюкозы.

40 дней) утратили свои особенности и позднее уже ничем не отличались от исходной расы. Их можно считать кратковременными модификациями. Обращает на себя внимание то обстоятельство, что все эти варианты с самого начала были спорогенными.

Остальные варианты (№№ 2, 10, 12, 13, 14, 20, 21a, 21b и 23) оказались более или менее устойчивыми, сохранившими свои особенности в течение $5^1/_2$ мес.

Краткое описание вариантов

(см. табл. I за стр. 682)

Вар. № 2. — Получен 16 III 1933 после 7 суточного пребывания в $^1/_2\%$ водном растворе кокаина. Колонии в чашке Петри на сусло-агаре маленькие (2 мм), плосковыпуклые, коричневатого цвета. Клетки эллипсовидные $8 \times 4\,\mu$ с сильно вакуолизированной протоплазмой, не содержат гликогена, аспорогенные, пивное сусло сбраживают слабо (60—70% против исходного); при росте на жидком пивном сусле совершенно не образует кольца; на агаре штрихом культура (1—$1^1/_2$ мес.) светлокоричневая. Гигантская колония неправильной формы с неровной бороздчатой поверхностью, без концентрического строения, вдвое меньше против исходной расы.

Вар. № 10. — Получен 14 IV после пребывания 35 дней в $^1/_2\%$ водном кокаине, колонии маленькие (2 мм), коричневые, имеют форму розетки. Клетки не отличаются от исходной расы, аспорогенные, бродильная способность — как в контроле; на агаре штрих шероховато-морщинистый, напоминающий *Monilia*. Гигантские колонии звездообразной формы, влажные, коричневатые, с сильно зазубренным краем.

Вар. № 12. — Получен 19 IV после пребывания в $^1/_2\%$ водном кокаине 40 дней. Колония в виде розетки, светлокоричневая; клетки неправильной формы, угловатые, с тонкой оболочкой и сильно зернистой протоплазмой, аспорогенные; ферментативная способность обычная; быстро пептонизирует желатину (на 8—10 день). Гигантская колония не отличается от исходной расы.

Вар. № 13. — Получен 19 IV после пребывания в $^1/_2\%$ водном кокаине 40 дней. Колония плосковыпуклая, светлокоричневая. Клетки неправильной формы, угловатые и амебовидные с тонкой оболочкой и сильно зернистой протоплазмой, аспорогенные; на агаре штрих светлокоричневого цвета; бродильная способность обычная; быстро разжижает желатину (8—10 дней). Гигантская колония, круглая, плосковыпуклая с светлокоричневым оттенком, без концентрических кругов, с глубокими радиальными бороздками.

Вар. № 14. — Получен 19 IV после пребывания в $^1/_2\%$ кокаине 40 дней. Колония маленькая (3 мм), светлокоричневая, бугристая, с изрытой поверхностью и неровными краями. Клетки колонии овальные и эллипсовидные $6 \times 4\mu$

аспорогенные; в жидком сусле быстро образуют фигуры почкования; бродильная способность обычная; желатины не разжижает; при посеве штрихом на агаре неровный, бугристый налет. Гигантская колония, круглая, с тонким кружевным краем, на поверхности глубокие неправильно направленные бороздки.

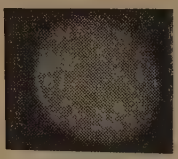
Вар. № 20. — От 9 VI «контроль», после пребывания 60 дней в воде. Круглая, выпуклая, светлокоричневая колония. Клетки маленькие, круглые ($6 \times 6\,\mu$) с гомогенной протоплазмой и слабо выраженной вакуолей, располагающиеся небольшими скоплениями по 8—10 клеток, аспорогенные. Бродильная способность обычная; желатину разжижает в 10—12 дней. На агаре штрихом ровный налет, глянцеватый с коричневым оттенком. На пивном сусле совершенно не образует кольца. Гигантская колония, круглая, с зазубренными, тонкими краями и узорчатой поверхностью.

Вар. № 21a. — Получен 9 VI, после пребывания в 1% растворе кокаина на 60 дней. Колонии неправильной формы, коричневатые с выпуклой, гладкой поверхностью. Клетки маленькие ($5 \times 5\,\mu$), круглые, аспорогенные, располагаются скоплениями (как вар. № 20). Бродильная способность резко ослаблена, мальтозу сбраживает — на 50% против исходной расы; сбраживание сусла достигает максимума на третьи сутки, а не на вторые, как в контроле. Желатины не разжижает, кольца на жидком сусле не образует; на агаре штрихом налет матовый, бугристый. Гигантская колония маленькая, круглая плосковыпуклая с гладкой поверхностью и коричневато-окрашенным центром.

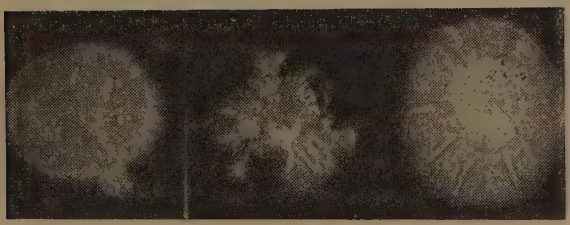
Вар. № 21b. — Получен 9 VI после пребывания в 1% растворе кокаина 60 дней. Колония неправильной формы, выпуклая, коричневого цвета, с гладкой поверхностью. Клетки аспорогенные, в остальном не отличаются от исходной расы. Бродильная способность обычная. Желатины не разжижает. На агаре штрихом налет бугристый, коричневатый. Гигантская колония, большая, круглая, с тонким, узорчатым, зазубренным краем и узорчатой поверхностью и радиально расположенными, широкими, светлокоричневыми полосками.

Вар. № 23. — Получен 19 VI после пребывания в ½% растворе кокаина 70 дней. Колония очень маленькая (2 мм). Круглая, гладкая, коричневая; Клетки овальные, небольшие ($6 \times 4\,\mu$), с гомогенной протоплазмой и неясно выраженной вакуолью, не содержащие гликогена, аспорогенные. Бродильная способность резко ослаблена. Желатины не разжижает. На агаре штрихом налет неровный, бугристый, с поперечными бороздками. Гигантская колония небольшая, имеет форму розетки.

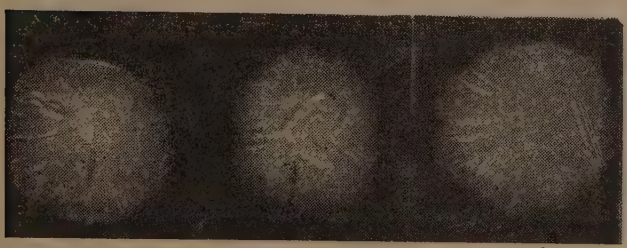
Из всех полученных нами вариантов *Saccharomyces cerevisiae* XII всего два (№ 20 и № 22) получены под влиянием пребывания клеток в воде, а остальные 22 под влиянием водного раствора кокаина. Из оставшихся более устойчивыми 9 вариантов (№№ 2, 10, 12, 13, 14, 20, 21a, 21b, и 23) только один (№ 20) из воды и 8 из кокаина. То обстоятельство, что за сравнительно корот-



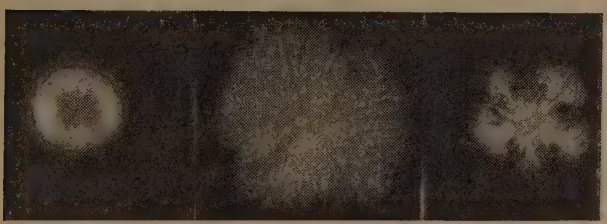
Исходный штамм
Sacch. cerevis. XII



Вар. № 2 Вар. № 10 Вар. № 12



Вар. № 13 Вар. № 14 Вар. № 20



Вар. № 21a Вар. № 21b Вар. № 23

кий срок было под влиянием кокаина получено 20 вариантов, дает, как нам кажется, право считать, что кокаин способствует изменчивости данного вида дрожжей.

Обращает на себя внимание и тот факт, что из 22 вариантов 20 получены при воздействии $^1/_2\%$ раствора кокаина — концентрации, находящейся между возбуждающей и угнетающей (размножение) дозой.

ВЫВОДЫ

1) Кокаин слабо токсичен для дрожжей; только в довольно крепких растворах (5% и выше) клетки умирают в течение нескольких часов. При более слабых концентрациях гибель клеток наступает только через продолжительное время, в зависимости от концентрации кокаина.

2) При слабых (нетоксичных) концентрациях — 0.05—0.1% кокаин может некоторыми видами дрожжей использоваться в качестве источника питания.

3) На действие кокаина протоплазма дрожжевой клетки реагирует так же, как и на другие химические раздражители, проходя указанные Г. А. Надсоном фазы.

4) На споруляцию *S. cerevisiae* кокаин влияния не оказывает. В случае получения аспорогенных рас под влиянием кокаина, они отличаются от исходного штамма также и другими морфологическими и физиологическими особенностями, т. е. должны рассматриваться как варианты типа сальтантов.

5) Прибавление к питательной среде кокаина, начиная от 0.1% и выше, угнетает размножение клеток. Это угнетение более или менее длительное, в зависимости от концентрации алколоида. В пределах до 0.5% временная задержка размножения клеток сменяется временным ускорением его, особенно заметным при концентрации 0.2% кокаина. Эту дозу можно до известной степени считать стимулирующей размножение *S. cerevisiae* XII.

6) Ферментативная функция дрожжей к кокаину устойчива, и угнетение ее наблюдается только под действием явно токсических доз (3% и выше). Стимулирующего действия кокаина на бродильную способность *S. cerevisiae* XII обнаружено не было.

7) Под действием кокаина получены новые расы *S. cerevisiae* XII.

В заключение приношу глубокую благодарность старшему микробиологу Г. К. Бургвицу за предоставление темы и руководство работой.

Микробиологическая лаборатория Академии Наук СССР.
1933 г.

ЛИТЕРАТУРА

1) Amako I. H. Centralbl. f. Bakt., Abt. I, Bd. 119, S. 464.
2) Ehrlich F. Biochem. Ztschr., Bd. 79, S. 152.
3) Fermi Cl. u. Pomponi. Centralbl. f. Bakt., Abt. II, Bd. 2, S. 547.
4) Fuhrmann. Centralbl, f. Bakt., Abt. II, Bd. 25.
5) Fuhrmann. Einführung in der technische Mikrobiologie, S. 87.
6) Grasset. Цитир. по Haim'y (см. ниже).
7) Haim. Centralbl. f. Bakt., Abt. I, Bd. 102.
8) Koulmann. Centralbl. f. Bakt., Abt. I, Bd. 36.
9) Levis J. M. Journ. of Bacter, 1932, November, p. 38.
10) Lode A. u. Howard. Centralbl. f. Bakt., Abt. I, Bd. 124.
11) Nadson G. A. Biochem. Ztschr., Bd. 155.
12) Ottolenghi. Centralbl. f. Bakt., Abt. I, Bd. 18.
13) Roth. Archiv f. Hygiene, Bd. 49.
14) Porcelli T. Centralbl. f. Bakt., Abt. I, Bd. 76.
15) Ssadikoff. Centralbl. f. Bakt., Abt. I, Bd. 60.

N. STADNITSCHENKO. ÜBER DIE WIRKUNG DES KOKAINS AUF HEFEPILZE

ZUSAMMENFASSUNG

1. Das Kokain übt auf die Hefen eine schwach toxische Wirkung aus; nur in ziemlich starken Lösungen (5% und mehr) sterben die Zellen im Verlauf von mehreren Stunden ab. Bei schwächeren Konzentrationen tritt das Absterben der Zellen in Abhängigkeit von der Konzentration des Kokains erst nach längerer Zeit ein.

2. Bei schwächeren (nicht toxischen) Konzentrationen—0.05—0.1% kann das Kokain von einigen Arten der Hefepilze als Nährstoff ausgenutzt werden.

3. Auf die Wirkung des Kokains reagiert das Protoplasma der Hefezelle ebenso, wie auf andere chemische Reize («Reizphasen» nach G. A. Nadson).

4. Die Sporenbildung bei *Saccharomyces cerevisiae* wird vom Kokain nicht beeinflusst. Unter Kokainwirkung erhaltene asporogene Rassen von *Sacchar. cerevisiae* unterscheiden sich von der Ausgangsform noch durch andere morphologische und physiologische Eigenschaften und müssen daher als Varianten vom Saltant-Typus angesehen werden.

5. Eine Zugabe von Kokain zum Nährsubstrat von 0.1% an und mehr, beeinträchtigt die Zellvermehrung. Diese Beeinträchtigung ist mehr oder minder dauerhaft in Abhängigkeit von der Konzentration des Alkoloids. In den Grenzen bis 0.5% tritt an Stelle zeitweitiger Hemmung der Zellvermehrung eine zeitweilige Beschleunigung derselben ein, die bei der Kokainkonzentration von 0.2% besonders bemerkbarer ist, weshalb der letzteren Dosis in gewissem Masse eine stimulierende Wirkung auf die Vermehrung bei *Sacchar. cerevisiae* XII zugeschrieben werden kann.

6. Die fermentative Function ist gegen die Wirkung des Kokains widerstandsfähig und nur bei deutlich toxischen Dosen (3% und mehr) ist eine Unterdrückung zum beobachten. Eine stimulierende Wirkung des Kokains auf die Fermentationstätigkeit *Sacchar. cerevisiae* XII konnte nicht festgestellt werden.

7. Unter Wirkung von Kokain wurden neue Rassen von *Sacchar. cerevisiae* erhalten (s. Abbild. Tafel I, Riesenkolonien).

ИЗВЕСТИЯ АКАДЕМИИ НАУК СССР. 1934
BULLETIN DE L'ACADÉMIE DES SCIENCES DE L'URSS
Classe des sciences mathématiques et naturelles
Отделение математических и естественных наук

СТРОЕНИЕ И ИСТОРИЯ РАЗВИТИЯ БАЦИЛЛА МОЧКИ ЛЬНА *GRANULOBACTER PECTINOVORUM* Fribes

А. А. ИМШЕНЕЦКОГО

(*Представлено академиком* Г. А. Надсоном)

Новый этап в учении о развитии бактерий тесно связан с именами Löhnis, Almquist, Hadley и Enderlein. Это новое направление в микробиологии базируется не только на исследованиях этих авторов, но и на более старых работах, так как даже в то время, когда взгляды мономорфистов были наиболее распространенными, накапливались наблюдения о плеоморфизме бактерий, объединенные и обработанные Löhnis'ом.

В последующий период изучение истории развития *B. mycoides* (Nyberg, Oesterle u. Stahl, Stapp u. Zycha, Lewis, den Dooren de Jong и др.), *B. megatherium* (Petschenko, Кудрявцев, Knaysi), *Azotobacter* (Красильников, de Regel и др.), *B. malvacearum* (Stoughton), *B. saccharobatyricus* (Cunningham), *Spirochaeta cytophaga* (Krzemieniewska, Исаченко и Векенгут, Рокицкая), молочнокислых бактерий (Рудаков), уксусных бактерий (Бачинская) и целого ряда других патогенных и сапрофитных бактерий дало обильный, но не однородный по своим результатам фактический материал. Бесспорно однако, что некоторые из этих работ установили новые, отличающиеся от обычного деления, способы размножения бактерий и таким образом название *Schizomycetes* в настоящее время не совсем полно характеризует бактерии.

В 1912 г. Meyer, критикуя результаты исследований Dobell писал: «Wie gering die biologische Orientierung des Autors über die Bakterien im allgemeinen ist, geht übrigens daraus hervor, dass er noch an den Pleomorphismus der Bakterien glaubt». Это было ничем иным, как отображением господствовавших тогда представлений. Через двадцать лет произошли некоторые изменения во взглядах микробиологов на плеоморфизм бактерий, и количество работ в этом направлении все увеличивается. Однако, единой концепции до сего времени нет, и это объясняется тем, что некоторые из положений плеоморфизма требуют еще тщательной проверки. Одним из наиболее принципиальных и наиболее спорных

вопросов является способность вновь возникающих клеточных образований к размножению и к превращению в исходную форму. Имеем ли мы в фазах индивидуального развития бактерий переход одного и того же индивидуума через различные стадии, или в этом метаморфозе существуют генерации различных форм? Работы в области общей и сельскохозяйственной микробиологии подтверждают преимущественно только первую возможность, тогда как в медицинской литературе имеются указания на правильность второго предположения. Различное отношение авторов, сложившееся на основании собственных исследований, к существованию гонидий, фильтрующихся форм, а особенно симплазмы и конъюнкции, приводит к весьма разнообразной трактовке вопроса о жизненном цикле бактерий.

Некоторые затруднения создает также вопрос о терминологии. Обозначения, предложенные Enderlein, Almquist не получили распространения, наиболее же употребительная номенклатура Löhnis'a создает иногда затруднения при отожествлении видимых клеточных образований с одним из типов репродуктивных форм, описанных Löhnis'ом. Повидимому, более точная, а может быть и более упрощенная номенклатура станет возможной лишь после детального изучения истории развития представителей различных групп бактерий, так как очевидно, что жизненный цикл может быть своеобразным у различных бактерий. При изучении истории развития микроорганизмов особенное значение приобретает методика исследований. Нельзя не согласиться с Stapp'ом, указывающим, что существование цикла развития у бактерий требует доказательств, полученных экспериментальным путем.

Только при непосредственном наблюдении за клеткой, отнимающем, правда, много времени, может быть накоплен тот фактический материал, который приблизит нас к окончательному разрешению этих сложных вопросов. С этой точки зрения наблюдения в висячей капле являются одним из немногих методов исследования, позволяющим шаг за шагом следить за наступающими изменениями в клетке. Выяснение же фаз индивидуального развития только на основании окрашенных препаратов может привести к неправильным выводам.

Предпринятое нами изучение строения и истории развития *Granulobacter pectinovorum* было вызвано отсутствием в литературе подробных сведений о цикле развития анаэробных бактерий. С другой стороны, промышленное значение этого мало изученного в морфологическом отношении микроорганизма и его крупные размеры, облегчающие цитологические исследования, также были моментами, побудившими нас приступить к работе в этом направлении. Бацилл мочки льна был впервые выделен в чистой культуре Fribes и описан под именем *Granulobacter pectinovorum* Виноградским в 1895 г. В этой работе были приведены способы культивирования этого микроорганизма, его морфология и физиологические свойства. Описание морфологии было настолько кратким, что мы приводим его полностью: «C'est un bacille relativement grand, formant des spores dans

des gonflements terminaux (forme têtard). A l'état jeune, ses articles sons longs de 10 μ à 15 μ sur une épaisseur de 0.8 μ; souvent on trouve des filaments articulés beaucoup plus longs: ils deviennent ensuite un peu plus épais (1 μ) et forment alors des gonflements ovoïdes longs de 3 μ sur 2 μ d'épaisseur: la spore ovoïde qui s'y forme a 1.8 μ sur 1.2 μ».

В 1904 г. Beijerinck и van Delden в своем исследовании о бактериях, принимающих участие в мочке льна, указывают, что *Gr. pectinovorum* имеет форму палочки 0.8 × 10—15 μ величины, иногда палочки могут быть длиннее. Старые клетки толще и образуют на некотором расстоянии от конца вздутие, достигающее 3 μ. В этом расширении возникают овоидной формы споры, находящиеся на самом конце клетки и имеющие размер 1.2 × 1.8 μ. Изолированный ими *Gr. pectinovorum* является истинным возбудителем мочки льна и вызывает энергичное брожение пектиновых веществ.

Несколько более подробное описание дает Störmer. На средах, содержащих пектиновые вещества *Gr. pectinovorum* образует типичные удлиненные формы 0.8 × 12—15 μ величины. Изменения в составе питательной среды отражается на морфологии клеток. Так, в присутствии глюкозы палочки несколько крупнее и образуют не столь резко выраженное булавовидное вздутие на конце клетки. При спорообразовании в утолщенном конце наблюдается скопление светопреломляющей плазматической массы. Споры у изучавшегося им штамма имели размер 1.6—2 μ × 2.5—3 μ, т. е. были значительно крупнее, чем у рас, изучавшихся Виноградским, Beijerinck'ом и van Delden'ом. Довольно часто у спор была заметна сохранившаяся оболочка палочки, имевшая вид придатка и достигавшая 3 μ в длину. Прорастание спор полярное. Реакция на гранулезу с иодом была положительной только при выращивании на средах, содержащих пектин или крахмал. Обнаруживалась гранулеза исключительно в палочках; проспоры и зрелые споры ее не содержат. При значительном образовании в культуре кислот появляются искривленные involюционные формы. Палочки хорошо красятся анилиновыми красками и по Граму.

Указания на морфологию *Gr. pectinovorum* имеются также в работах Bredemann'a, Behrens'a, Ruschmann'a и Bawendamm'a. Обсуждение систематического положения *Gr. pectinovorum* не является задачей данного исследования. Считаем необходимым все же указать, что морфологические и физиологические особенности этого микроорганизма вполне оправдывают его существование как самостоятельного вида и отожествление его с *B. amylobacter* (*Clostridium Pasteurianum*), произведенное в свое время Bredemann'ом и принятое в определителях бактерий (Bergey), несвободно от серьезных возражений.

В доступной нам литературе вышеперечисленными работами исчерпываются наши сведения о морфологии *Gr. pectinovorum*, и мы приступаем к изложению собственных наблюдений.

Материал и методика

Наши исследования были проведены с двумя штаммами *Gr. pectinovorum*, полученными из Института сельскохозяйственной микробиологии. Оба штамма были выделены из льна, подвергавшегося мочке, и культивировались на среде с картофелем. Изучению морфологии предшествовало получение чистых культур из одной споры. С этой целью мы приготовляли из старой 40-дневной, содержащей только одни споры, культуры взвесь спор в стерильном физиологическом растворе. Маленькие капли этой взвеси, в количестве 15—20, наносились на покровное стекло, и последнее помещалось на предметное стекло с луночкой. Капли, в которых оказывалась после тщательного изучения ее содержимого (при большом увеличении) только одна спора, переносились с помощью маленького кусочка фильтровальной бумаги в пробирку с питательной средой.

Допуская существование мелких, трудно различимых форм в старых культурах, мы предварительно подвергали взвесь спор пятиминутному нагреванию при 55°. Это нагревание сопровождалось уменьшением количества спор, способных к прорастанию. Не останавливаясь подробно на вопросе о возможности получения культур из одной клетки, мы, в связи с новыми данными по истории развития бактерий, считаем необходимым указать, что по отношению к неспороносным формам это выделение представляет значительные трудности. У образующих споры бактерий, казалось, легко можно было бы освободиться от других форм с помощью пастеризации исходного содержащего споры материала. Однако не исключена возможность, что мелкие формы обладают бо́льшей терморезистентностью, чем обычные вегетативные клетки. Это затрудняет получение культур из одной клетки и у спорообразующих бактерий, особенно у видов, терморезистентность спор которых не высока, так как, оперируя с высокими температурами, в этом случае мы получаем большой процент неудачных, в смысле дальнейшего роста, выделений.

Полученные из одной споры штаммы *Gr. pectinovorum* культивировались главным образом на жидкой среде, содержащей картофель. (Измельченного картофеля 10 ч., глюкозы 1 ч., мела 2 ч., водопроводной воды 100 ч., pH среды 7.0.) В тексте эта среда обозначается *к* (ср.). Посевы производились также, в пробирки со снопиками льна, залитыми водой, и с добавлением мела. Уровень жидкости в обоих случаях был достаточно высок для развития анаэробов. Реже мы пользовались картофельным агаром (10 ч. картофеля, 1 ч. глюкозы, 2 ч. агар-агара, 100 ч. воды) и картофельной желатиной (10 ч. картофеля, 1 ч. глюкозы, 10 ч. желатины, 100 ч. воды). На этих средах выращивание производилось в пробирках, помещаемых в цилиндры, содержащие щелочной раствор пирогаллола, или производился посев уколом.

Пробирки с посевом сохранялись в термостате при 35°. При этой температуре уже через 24 часа в пробирках с *к* (ср.) наблюдалось энергичное образование пузырьков газа, и кусочки картофеля всплывали на поверхность. При изучении строения и истории развития *Gr. pectinovorum* мы комбинировали изучение живых клеток, взятых из культур различного возраста, с методом непосредственного наблюдения за развитием микроорганизма в висячей капле. Оба эти способа, как контролирующие и дополняющие друг друга, применялись нами одновременно. Возраст культур, из которых брался материал для исследования, колебался от 5 часов до 90 дней. Промежутки времени, через которые производились наблюдения, сильно вариировали в зависимости от возраста культуры — от 30 минут до 2 часов в культурах, имеющих возраст до 72 часов включительно, в более же старых культурах наблюдения производились через каждые 24 часа. Наблюдения в висячей капле были проведены с помощью разработанной нами специальной методики. При монтировке висячей капли для анаэробов необходимо поместить в камеру, образованную приклеенным к предметному стеклу стеклянным кольцом, чашечку с щелочным раствором пирогаллола. Покровное стекло с нанесенной на него каплей питательной среды, содержащей анаэробный микроорганизм, накладывается на стеклянное кольцо, край которого смазан вазелином. Как выяснилось в процессе работы, анаэробы могут развиваться в большой висячей капле питательной среды и без поглощения кислорода пирогаллолом или специально засеваемыми аэробными бактериями по методу Fortner'a. Более подробное описание применявшейся нами методики, а также сравнительная оценка различных методов культивирования анаэробов в висячей капле имеется в другой нашей работе.

Вышеописанный комбинированный метод изучения строения бацилла мочки льна и индивидуальных фаз его развития дал нам возможность установить данные, к изложению которых мы и переходим.

История развития

Молодые клетки *Gr. pectinovorum* имеют форму палочек с слегка закругленными концами. Размеры палочек в среднем 0.5 × 3.2 μ. Они оживленно подвижны и размножаются путем обычного поперечного деления. После наступившего деления клетки часто остаются соединенными по две (табл. I, 1; см. в конце статьи) Протоплазма клеток гомогенная, слабо преломляет свет и не содержит видимых без окраски зерен. Постепенно увеличиваясь, но сохраняя при этом свою цилиндрическую форму, палочка достигает размера 0.6 × 4.5—8 μ. Подвижность их постепенно уменьшается, они перестают делиться, и цитоплазма становиться зернистой. Дальнейшее увеличение размеров палочки происходит главным образом в ширину (0.8—1 μ × 6.5—8.5 μ) и сопровождается изменением их формы. Один

из концов палочки булавовидно утолщается, и в неокрашенных препаратах это является первым указанием на наступивший процесс образования споры (табл. I, 2). У более коротких и толстых палочек вместе с расширением конца наступает некоторое сужение средней части клетки, что проводит к появлению клеток, имеющих форму, изображенную на табл. I, 2. При внимательном наблюдении в утолщенном конце палочки заметно небольшое, преломляющее свет, зернышко. В это же время в середине палочки появляется овальная или округлая вакуоля иногда с неясными границами (табл. I, 2). Залегающее в конце палочки зернышко постепенно увеличивается в размерах и приобретает овальную форму. Одновременно с увеличением проспоры наблюдается еще большее вздутие конца палочки и увеличение вакуоли, которая в этот период занимает всю ширину палочки и имеет полукруглые или почти прямые границы (табл. I, 3). В дальнейшем проспора сжимается, светопреломляемость ее увеличивается, вокруг образуется оболочка, а у полюса споры появляется светлый «дворик» (табл. I, 4). К концу спорообразования палочка несколько удлиняется и утончается. Исчезает также постепенный переход палочки в расширенную часть, бывший ранее (табл. I, 5). Зрелые плектридии (стадия барабанных палочек) имеют размер 0.9×9.2 μ в среднем, изредка встречаются клетки, достигающие 17—19 μ в длину. Часть клеток во время спорообразования искривляется, и поэтому наряду с изящными, имеющими правильную форму, встречаются и изогнутые плектридии. Спорообразование всегда терминальное, иногда оно бывает одновременно у двух соединенных друг с другом палочек (табл. I, 5). Двух спор в одной палочке мы не наблюдали. В палочках, имеющих вполне зрелую спору, ось последней может не совпадать с осью палочки (табл. I, 4*а*). После того как спора окончательно сформируется, наступает разрушение самой палочки. Приобретая прозрачность, она становится плохо видимой, а затем подвергается аутолизу. Сохраняются лишь остатки палочки в виде придатка у споры, но вскоре и он исчезает (табл. I, 6). Иногда разрушающаяся клетка обламывается на некотором расстоянии от споры, и ее остаток имеет неровный зубчатый конец (табл. I, 7). Освобождение споры от остатков клетки происходит довольно быстро. Зрелая спора имеет овальную форму (табл. I, 8). На основании результатов измерения 300 спор ее средний размер равен 1.2×1.6 μ; отклонения возможны в пределах от 1.1×1.3 μ до 1.5×1.8 μ.

Прорастание спор, помещенных в свежую питательную среду, начинается, как обычно, с их набухания и уменьшения светопреломляемости. Прорастание полярное во всех случаях, т. е. у палочек, имеющих на конце спору (табл. I, 13), у свободных спор (табл. I, 9—12) и у спор, сохранивших часть клетки в виде придатка (табл. I, 14). Весь процесс прорастания споры продолжается в течение 45—60 минут при 35° и происходит следующим образом. На полюсе споры в образовавшееся отверстие высовывается конец молодой палочки, имею-

щий коническую форму (табл. I, 9). Он постепенно вытягивается в длину, тогда как другой конец палочки еще прилегает к внутренней поверхности оболочки споры (табл. I, 10). Затем наступает выхождение палочки (табл. I, 11 — 12), которая теряет всякую связь с оболочкой споры. Последняя бывает видна в виде отдельно лежащего, ясно видным дефектом чехлика, через который вышла палочка. Проросшая из споры палочка имеет вид веретена с заостренными концами (табл. I, 15). Таким образом, по своей форме она отличается от молодых вегетативных клеток, имеющих форму палочки. Ее размеры 1.2 — 1.6 $\mu \times$ 3.2 — 3.4 μ. Сразу после выхождения она неподвижна, но через 10—15 минут веретенообразная палочка начинает быстро передвигаться и вскоре делится на две, имеющие форму пламени свечи, клетки (табл. I, 16). Последние в дальнейшем также сохраняют веретенообразную, но менее резко выраженную, форму и, лишь постепенно утонышаясь и вытягиваясь в длину, приобретают вид вышеописанных молодых клеток.

От нормального прорастания споры возможны отклонения. Такое атипическое прорастание может быть охарактеризовано как «затрудненное» и повидимому зависит от недостаточных размеров отверстия, образующегося в оболочке споры. Выхождение палочки при этом затруднено и происходит не постепенно, как обычно, а сразу. Содержимое палочки на глазах быстро «переливается» в периферическую часть палочки, выступающую из оболочки споры. Вследствие этого клетка, покидающая оболочку, имеет вначале клиновидную форму (табл. I, 17). Очевидно оболочка палочки в этот период ее существования достаточно тонка и эластична для этого. Замедленное прорастание может также привести к тому, что палочка, освободившаяся только частично, приобретает подвижность и раскачивается из стороны в сторону, пока не освободится полностью от оболочки споры.

Палочки, прорастающие из споры, могут, как это показал Schussnig, отличаться по своей форме от вегетативных клеток, типичных для данного вида. Однако, в его исследованиях с *B. caviae* это было вызвано бобовидной формой споры, и палочка некоторое время сохраняла конфигурацию споры. У изучавшегося нами *Gr. pectinovorum* спора имеет овальную форму, свойственную многим видам бактерий, видам, у которых проросшие палочки не отличаются столь резко от более старых клеток.

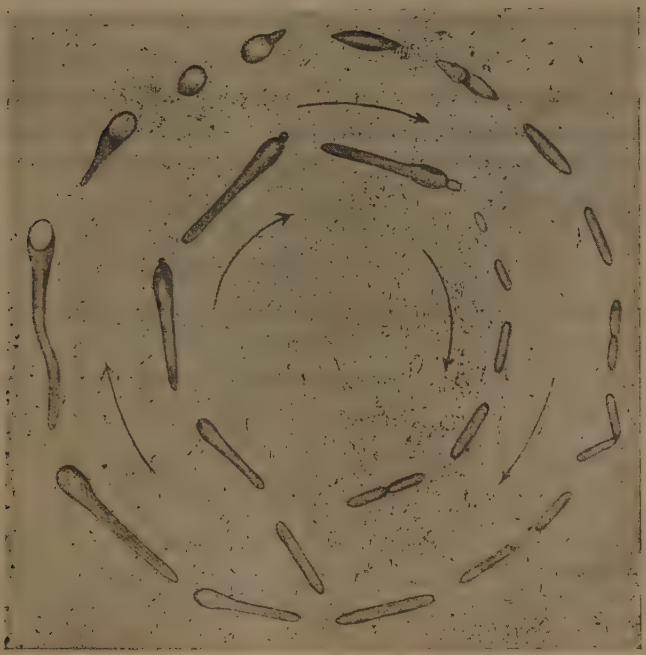
Вышеописанная история развития бацилла мочки льна является «нормальной», так как все эти фазы индивидуального развития преобладают. Превращение маленькой, тонкой, размножающейся делением палочки в более крупную, утолщенную, образование на ее конце вздутия, появление в последнем споры (стадия зрелых плектридиев) и наконец освобождение споры — такова схема обычного развития этого микроорганизма.

Перейдем к описанию способа размножения, принципиально отличающегося от обычного деления и наблюдавшегося нами у *Gr. pectinovorum*.

На конце палочки, уже не делящейся и находящейся в той стадии ее развития, которая предшествует спорообразованию, возникает маленькая, постепенно увеличивающаяся почка. Ее образование возможно как у форм, еще сохранивших свою палочковидную форму (табл. I, 18 и 19), так и у палочек, уже имеющих булавовидно утолщенные концы (табл. I, 20, 21, 22). Эти клетки имеют в середине вакуолю. Форма почек округлая или слегка овальная, их обычные размеры 0.3 — 0.4 μ, реже они достигают 0.8 — 1.1 μ. Характер их возникновения — постепенное выпячивание оболочки на полюсе клетки, а также меньший чем поперечник палочки размер почек исключают возможность смешать их с клеткой, возникшей благодаря неравномерному делению палочки. Содержимое почек сильнее преломляет свет, чем цитоплазма клетки. Возникают почки на клетках в единичном числе. Множественного образования почек мы не наблюдали, также как и появления почек на молодых, способных еще размножаться делением клетках. Некоторое смещение почки в сторону является первым указанием на наступающее отделение почки от материнской клетки. Занимая все более и более согнутое, по отношению к оси палочки, положение, она отрывается и становится свободной (табл. I, 18). Отделившись от материнской клетки, они не размножаются — ни делением ни почкованием. Самостоятельной подвижностью не обладают. Как мы могли убедиться путем непосредственного наблюдения, почки, попав в питательную среду, могут, постепенно удлиняясь, превратиться в течение 2—3 часов в палочку (табл. I, 18). Количество клеток, дающих почки, колеблется в довольно широких пределах. Иногда их бывает много, и при большом увеличении в поле зрения видны 3—5 клеток с почками. В других случаях их приходилось искать. На *к* (ср.) они чаще встречаются в культурах, имеющих возраст от 36 до 72 часов. По мере старения культуры почкующиеся клетки встречаются все реже и реже, но они были находимы и в шестидневных культурах. Таким образом, клетки с сидящими на их конце почками могут быть обнаружены в культурах, где имеются одновременно: неспороносные палочки, зрелые плектридии и свободные споры.

Некоторые клетки не претерпевают тех морфологических изменений, которые предшествуют спорообразованию и возникновению почек. Они не утолщаются, а, постепенно удлиняясь, превращаются в длинные, прямые или изогнутые палочки и нити. Извитые формы могут возникать и из цепочек клеток, отдельные членики которых удлиняются и искривляются. Все это приводит к появлению неподвижных, спириллоподобных, дугообразных или других, иногда весьма причудливого вида, форм (табл. I, 23). Более длинные нити состоят из нескольких клеток, но в неокрашенном состоянии перегородки между ними трудно различимы. В небольшом количестве эти формы наблюдаются уже в двухдневных культурах, но наиболее часто они встречаются в культурах, имеющих 5—6-дневный возраст. Помещенные в висячую каплю нити не подвергаются никаким

изменениям; они не распадаются на отдельные клетки, не образуют спор и почек. При дальнейшем старении культуры извитые формы встречаются все реже и реже и в 25—90-дневных культурах они совсем не обнаруживаются. Очевидно это зависит от того, что они постепенно погибают и разрушаются.



Фиг. 1. Схема истории развития *Granulobacter pectinovorum* Fribes.

Итак, деление клеток, спорообразование, возникновение почек и извитых форм — вот те основные, сопровождающиеся своеобразными морфологическими изменениями клеток, процессы, которые были установлены при изучении истории развития *Gr. pectinovorum*. Схематично история развития *Granulobacter pectinovorum* изображена на фиг. 1.

При наблюдении за живыми клетками мы ни разу не видели образования симплазмы, выхождения гонидий или освобождения их путем растворения или разрыва оболочки клетки, а также картин, которые могли бы трактоваться как половой процесс. Считаем необходимым указать, что в окрашенных препаратах были находимы то мелкие, то более крупные зерна, прилегающие к оболочке клетки снаружи и напоминающие гонидии или экзоспоры. В неокрашенных препаратах мы этого не видели и поэтому этим наблюдениям не придаем значения.

Опыты с фильтрацией культур

Методика. Колбы вместимостью в 1 л, содержащие 800 см³ *к* (ср.) заражались выделенной из одной споры культурой *Gr. pectinovorum* и сохранялись при 35°. Культуры различного возраста фильтровались через свечу Chamberland LIII при минимальном отрицательном давлении. Фильтрат в количестве 10 см³ засевался в колбы до 900 см³ *к* (ср.). Такое значительное количество питательной среды было вызвано необходимостью уменьшить влияние продуктов жизнедеятельности микроорганизма вносимых фильтратов.[1] Колбы помещались в термостат при 35° и выдерживались в нем в течение 25—30 дней. Контроль свечей производился фильтрацией культур *B. prodigiosum*. Результаты этих опытов приводим в цифровой табл. 1.

Таблица 1

Фильтрация культур *Gr. pectinovorum*

Возраст культуры	Колич. опытов	Колич. полож. результ.	Начало видимого роста
24 час.	7	1	на 3 день
48 »	7	0	—
72 »	6	1	» 2 »
96 »	4	1	» 3 »
6—7 дн.	4	1	» 3 »
11—13 дн.	6	1	» 2 »
	34	5	

Итак, в 5 случаях из 34 при посеве фильтрата в колбы с *к* (ср.) наблюдался рост *Gr. pectinovorum*. Как следует из таблицы, нет зависимости между возрастом культуры и нахождением фильтрующихся форм. Последние имеются и в молодых и в старых культурах. Рост в колбах с посевами фильтрата наступал на 2—3 день после посева. Ни разу мы не видели начала роста после более длительного нахождения фильтрующихся форм в свежей питательной среде. В самых начальных стадиях видимого роста микроскопия обнаруживала типичные палочки *Gr. pectinovorum*. Все они в дальнейшем подвергались вышеописанным морфологическим изменениям. При пересевах эти культуры также ничем не отличались от исходного штамма.

[1] Фильтрующиеся формы являются материальными частицами и потому мы стремились накопить их в центрифугате. Это дало бы нам возможность попытаться проследить за развитием фильтрующихся форм в висячей капле. С этой целью мы центрифугировали фильтрат, отсасывали пипеткой почти все содержимое пробирки и, добавив новую порцию фильтрата, снова центрифугировали. Эти попытки окончились неудачей, так как после трехкратного повторения этой операции фильтрат часто загрязнялся другими микроорганизмами.

Устойчивость к высоким температурам

Методика. Для определения термостойкости вегетативных клеток мы пользовались 8-часовой культурой на *к* (ср.) при 35°. 0.5 см³ этой культуры добавлялись к 5 см³ стерильной водопроводной воды, и эта взвесь клеток разливалась по 1 см³ в пробирки. Последние помещались в воду, имеющую различную температуру, и выдерживались в ней определенное время. Подвергавшиеся нагреванию пробирки быстро охлаждались, и их содержимое засевалось в пробирки *к* (ср.). Результаты этих опытов представлены в табл. 2.

Таблица 2

Термостойкость вегетативных клеток *Gr. pectinovorum*

Время нагревания	Температура							Контроль
	45°	48°	50°	53°	55°	58°	60°	
5 минут	+	+	+	—	—	—	—	+
	+	+	+	—	—	—	—	+
	+	+	—	—	—	—	—	+
10 минут	+	—	—	—	—	—	—	+
	+	+	—	—	—	—	—	+
	+	—	—	—	—	—	—	+

Из данных, приведенных на табл. 2, следует, что все вегетативные клетки погибают при 53° в течение 5 минут и при 50° в течение 10 минут. Изучение термостойкости клеток из молодых (8-часовых) культур было вызвано тем, что устойчивость к высокой температуре культур, имеющих 18—22-часовой возраст сильно варьировала, что очевидно зависит от присутствия в культурах единичных спор (проспор?), а возможно и более устойчивых почек.

Для изучения термоустойчивости зрелых спор, взятых из старых культур (10—12-дневных), мы пользовались вышеописанной методикой. Способность их выдерживать температуру в 100° определялась кипячением водной взвеси спор.

Полученные результаты приводим.

Таблица 3

Термостойкость зрелых спор *Gr. pectinovorum*

Время нагревания	Температура						Контроль
	85°			100°			
1 мин.	+	+	+	+	+	+	+
3 »	+	+	+	—	—	—	+
5 »	+	—	+	—	—	—	+
7 »	—	—	+	—	—	—	+
10 »	—	—	—	—	—	—	+

Так как температура в 85° в течение 10 минут, а в 100° в течение 3 минут убивает зрелые споры, то, следовательно, *Gr. pectinovorum* не может быть отнесен к терморезистентным образующим споры палочкам.

Цитологические исследования

Эти исследования преследовали две цели — проследить за изменениями, наступающими в строении бактериальной клетки в различные фазы ее индивидуального развития, и сопоставить эти данные с результатами наблюдений за живыми клетками.

Методика. Материал для исследования мы брали из культур различного возраста и из висячих капель. Фиксация мазков производилась парами уксусной кислоты, осмиевой кислоты, а также фиксирующими жидкостями Навашина и Лавдовского. Окрашивались препараты: железным гематоксилином Ehrlich'a, карболфуксином, метиленовой синькой, по Гимза и метилгрюн. Для так называемой витальной окраски применялся водный раствор нейтральрота в концентрациях от 1 : 100 тыс. до 145 тыс. Реакция на гранулезу производилась с помощью раствора Lugol'я к 1% иодного спирта. Помимо окраски фиксированных препаратов, нами применялась прогрессивная окраска, заключающаяся в том, что краска или реактив впускается под покровное стекло в небольшом количестве пипеткой. Окрашивание наступает постепенно, что имеет свои преимущества. Окраска на жгутики производилась по Löffler'у (модификация A. Meyer'a без нагревания) и по Benigneti. Интерес, который представляет сопоставление результатов окрашивания «ядерными красками» с реакцией на нуклеиновые кислоты типа тимонуклеиновой по Feulgen побудил нас провести исследования с фуксинсернистой кислотой. Мы применяли следующую методику: фиксированные парами уксусной или осмиевой кислоты препараты помещались на 48 часов в 96° спирт. Гидролиз производился N 1/10 HCl при 60° в течении 5—7 мин. Вынутые из подогретой соляной кислоты препараты помещались на 2—3 минуты в холодную N 1/10 HCl и оттуда переносились в фуксинсернистую кислоту на $3^1/_2$ часа. Последующее промывание в воде, содержащей SO_2, мы производили последовательно в трех ванночках, в каждой из них препарат находился 6 — 7 минут. С целью избежать возможного расщепления фуксинсернистой кислоты заключительное промывание в воде было кратким — 1—2 минуты. Препараты в дальнейшем либо высушивались и исследовались непосредственно, либо проводились через спирты, ксилол и заделывались в канадский бальзам. В качестве контроля служили препараты, не подвергавшиеся гидролизу, в остальном обработанные так же. Оттенок окраски сравнивался с оттенком окраски ядра у *Sacch. cerevisiae* (Рохлина). В своих исследованиях мы избегали дополнительной окраски, которая могла бы скрыть детали.

Особенное внимание было обращено на распределение хроматина в различные стадии развития палочки. При окраске железным гематоксилином у молодых палочек окрашиваются два зерна, располагающиеся на полюсах, и нежная мелкая зернистость, находящаяся преимущественно в средней трети бактериальной клетки (табл. II, 1; см. в конце статьи). Такое распределение хроматина имеет много общего с теми данными о строении бактерий, которые были установлены Guilliermond. В его исследованиях, проведенных с различными споровыми палочками, описываются зерна хроматина, способные сливаться с образованием cloisons transversales, являющимися эквивалентами ядра. При спорообразовании одно из находящихся в клетке зерен увеличивается и превращается в проспору. Имеющиеся в цитоплазме зерна отличаются от метахроматина и представляют собой своеобразный ядерный аппарат у бактерий. Возвратимся к собственным наблюдениям.

По мере удлинения палочки мелкая зернистость собирается в образование, имеющее форму линзы, располагающейся по средине клетки и имеющей ширину, почти равную поперечнику клетки (табл. II, 1*а*). Это образование в дальнейшем приобретает форму восьмерки, и оболочка бактерии, втягиваясь в месте, соответствующем перетяже у хроматинового зерна, делит клетку на две дочерних, содержащих по два полярных зернышка. У палочек, переставших делиться и находящихся на пути к спорообразованию, одно из расположенных на концах клетки зерен увеличивается, становится овальным и начинает сильнее воспринимать краску. Это наступает еще до появления у палочек на конце вздутия, типичного для клеток, образующих спору. Зерно хроматина, расположенное на противоположном конце клетки, окрашивается слабее и перемещается к средней трети клетки. Одновременно с этим происходит слияние мелких зерен в 1—2 более крупных, расположенных в середине клетки округлых телец, интенсивность окраски которых слабее, чем увеличенного, полярно расположенного зерна. Таким образом, в начальной стадии спорообразования в клетке имеется одно овальное, находящееся на полюсе клетки интенсивно окрашенное зерно и 2—3 бледнее окрашенных шаровидных образований, находящихся в средней трети клетки (табл. II, 2). Затем происходит слияние этих 2—3 зерен в одну общую массу, имеющую овальную форму и занимающую всю ширину клетки (табл. II, 3). Вскоре после слияния зерен на окрашенных препаратах выступают контуры вакуоли, и ее содержимое видно в виде темно окрашивающейся полосы. Этот «поясок» расположен перпендикулярно к оси палочки, занимает весь поперечник клетки, интенсивно красится различными красками, дает отрицательную реакцию на жир и гранулезу и совершенно невидим в вакуолях у живых бактерий. Обычно он бывает в единичном числе и располагается в средней части клетки (табл. II, 4—13). Изредка «пояски» находятся не в середине палочки, а расположены ближе к ее концу. Как исключение, в очень длинных плектридиях могут быть

два или три «пояска» (табл. II, 14). Это образование имеет большое сходство с «bande», описанной Thomas у *Bacil. Calmettei*, и к этому мы еще вернемся в дальнейшем. Здесь же мы остановимся на предположении Thomas об участии этих образований в созревании споры. Он пишет следующее: «Pendant cette évolution, les zones chromophiles deviennent de moins en moins importantes comme si elles se vidaient au profit de la spore».

Поэтому нами было обращено особенное внимание на размеры «поясков» в различных стадиях спорообразования. Как уже указывалось, длина поясков равна поперечнику клетки, что же касается ее ширины, то она различна от 0.2—0.4 μ. Однако связать эти колебания в размерах с процессом спорообразования у изучавшегося нами *Gr. pectinovorum* нельзя, так как очень часто у палочек, имеющих вполне зрелую спору, ширина пояска бывает не меньше (табл. II, 11—14), чем у клеток, находящихся в самых начальных стадиях спорообразования (табл. II, 4 — 7). Чем образованы «пояски»? В основном этот вопрос сводится к выяснению присутствия в них хроматина и метахроматина, так как жира, гликогена и гранулезы обнаружить в них не удалось. Для выяснения этого вопроса мы кипятили взвесь клеток в воде в течение 10 минут. При последующей окраске железным гематоксилином пояски окрасились как обычно, и размеры их не были уменьшены. В препаратах, окрашенных метиленовой синькой, «пояски» при последующей обработке 1% серной кислотой быстро обесцвечиваются и, наоборот, не теряют окраски при действии 5% раствора соды. Применяя так называемую витальную окраску раствором нейтральрота 1 : 10 тыс., мы не наблюдали выпадения отдельных зерен метахроматина в вакуолях, как это бывает в вакуолях у дрожжей и мицелии других грибков. Окраска с нейтральротом приводит к появлению красных «поясков» только после продолжительного действия, т. е. тогда, когда проявляется токсическое действие краски и наступает гибель клетки. Обычно же метахроматин, находящийся в вакуолях в состоянии золя, легко может переходить в гель, и часто выпадение его в виде зерен наступает в вакуолях и без применения «витальной» окраски. Эти результаты, а также исследования с реакцией по Feulgen, о которых будет сообщено ниже, позволяют считать «пояски» за хромофильные образования, состоящие, из хроматина.

Вернемся к спорообразованию. Как уже указывалось, овальное зерно, расположенное на конце палочки, постепенно увеличивается и, достигнув своего максимального размера, имеет удлиненно-овальную форму (табл. II, 4—10). Затем длина проспоры становится меньше, поперечник несколько увеличивается, способность воспринимать краску уменьшается. Образованием оболочки и полным утрачиванием окрашиваемости заканчивается процесс образования споры (табл. II, 11—14). Вокруг спор иногда имеется участок цитоплазмы, сильнее воспринимающий краску и имеющий форму ободка. Зерен внутри зрелых спор при

окраске обнаружить не удается. В прорастающих спорах иногда заметно зернышко, слабо окрашивающиеся и поэтому не всегда хорошо видимое. В молодой, вышедшей из споры и имеющей форму веретена, палочке в центре имеется отчетливо видимое образование округлой формы 0.4 μ в диаметре (табл. II, 15). Делению палочки предшествует деление этого образования, и в молодых палочках содержится по одному зернышку полушаровидной или овальной формы, почти вплотную прилегающие к возникшей перегородки (табл. II, 16).

При изучении строения *Gr. pectinovorum* было обращено особенное внимание на клетки, образующие почки. В окрашенных препаратах так же, как и при изучении микроорганизмов в живом виде, почки обнаруживаются не у молодых, а у более старых (удлиненных и утолщенных) клеток. У последних хроматиновая субстанция сконцентрирована в двух местах: на конце палочки в виде зерна овальной формы и в виде скопления, залегающего в середине клетки и дающего картину вышеописанных «поясков» (табл. II, 17—20). Таким образом, и изменение внешней формы палочки и распределение в ней хроматина протекают одинаково как у клеток, дающих в дальнейшем почки, так и у клеток, образующих потом споры. С момента образования в клетке полярного зерна и «поясков» процесс может пойти в двух направлениях: в сторону спорообразования или привести к возникновению почки. В первом случае спорогенное зерно, располагающееся на конце клетки, постепенно увеличивается, палочка принимает типичную форму «булавы», образуется проспора, а в дальнейшем зрелый плектридий. Во втором случае полярное зерно выпячивает оболочку клетки и образует почку. На окрашенных железным гематоксилином препаратах почки имеют овальную или округлую форму; их отношение к материнской клетке своеобразно в различных стадиях процесса почкования (табл. II, 17—20). Они дают отрицательную реакцию на гранулезу и жир. Хорошая окрашиваемость почек говорит, повидимому, против существования у них особой оболочки.

Пользуясь вышеописанной методикой реакции по Feulgen, мы убедились, что у клеток *Gr. pectinovorum* реакция на присутствие в них нуклеиновой кислоты, типа тимонуклеиновой, положительна и носит диффузный характер. Большие скопления клеток в препарате окрашиваются в фиолетовый, с незначительным красноватым оттенком цвет; эта окраска заметна и невооруженным глазом. Молодые, отдельно расположенные клетки окрашиваются диффузно и весьма слабо. В более старых формах, являющихся переходными к спорообразованию (resp. образованию почек) также окрашивается вся клетка в целом, т. е. как плазма, так и зернистость, окрашиваемая гематоксилином. Однако зерна всегда красятся значительно интенсивнее, чем плазма и имеют фиолетовую окраску (табл. II, 21). В палочках, имеющих полярно расположенное зерно, последнее дает отчетливую положительную реакцию. По мере увеличения зерна, расположенного на конце палочки, цитоплазма клетки окрашивается все слабее

и слабее (табл. II, 22), и к моменту возникновения в палочке «пояска», дающего всегда положительную реакцию по Feulgen, протоплазма почти совершенно не окрашивается (табл. II, 23—25). Эта реакция без гидролиза всегда была отрицательной, что, с одной стороны, подтверждает правильность хода реакций, лежащих в основе этого метода, а с другой, исключает возможность ошибочных результатов, зависящих от последующей обработки.

В проспоре, возникшей из полярного зерна, окрашивается только ее центральная часть в виде зерна, форма которого соответствует конфигурации проспоры (табл. II, 24—25). Вполне зрелая спора дает отрицательные результаты. Подвергая споры действию пикриновой кислоты, а также нагреванию (170° 15 мин.), мы пытались добиться проницаемости оболочки для фуксинсернистой кислоты, но содержимое спор и при этой обработки не окрашивалось. В почке в фиолетовый цвет окрашивается зернышко, имеющее меньшие размеры, чем после окраски гематоксилином (табл. II, 26—28).

Таким образом, сравнивая величину зерен хроматина и проспоры при окраске железным гематоксилином с размером этих же образований, окрасившихся по Feulgen, выясняется, что в последнем случае они имеют меньшие размеры. Это не может зависить только от разбухания зерен при окраске их гематоксилином. Для выяснения этого вопроса нами продолжены исследования в этом направлении с другими спорообразующими палочками.

Одна из особенностей изучавшегося нами микроорганизма — это присутствие в нем гранулезы, дающей синее окрашивание от иода. Производя реакцию на гранулезу в нефиксированных и в фиксированных препаратах, мы проследили за изменением этой реакции в различные фазы развития *Gr. pectinovorum*. Молодые клетки всегда дают отрицательную реакцию (табл. II, 28). Гранулеза начинает откладываться только тогда, когда палочки удлиняются и утолщаются. В них гранулеза обнаруживается в виде зерен различной величины сине-серого цвета, расположенных в различных местах клетки (табл. II, 30—32). Окрашенные зерна постепенно увеличиваются, они могут сливаться друг с другом, и тогда определенный сегмент клетки окрашивается полностью (табл. II, 33, 34). Однако даже у клеток, конец которых несколько расширен, что является указанием на наступившее образование споры, обычно не бывает диффузного окрашивания всей клетки полностью. Только в стадии типичных плектридий почти вся клетка окрашивается. Мы употребляем выражение «почти», так как проспора и зрелая спора никогда ни дают положительной реакции на гранулезу (табл. II, 36), так же, как и «пояски», находящиеся в середине клетки. Неокрашивающийся соответствующий «пояску» светлый участок занимает всегда ширину всей клетки (табл. II, 35, 36). Почки, возникающие на конце палочки, также не содержат гранулезы (табл. II, 35). В клетках, подвергающихся аутолизу, при освобождении споры, обнаруживаются единичные зерна, слабо окрашивающиеся от иода,

(табл. II, 37). Довольно часто клетки *Gr. pectinovorum* окрашивались не в синевато-серый, а в коричневый цвет, т. е. получалась типичная реакция для гликогена. Мы затрудняемся дать объяснение этому факту, так как это имело место у культур, выращиваемых в тех же самых условиях и на тех же средах.

Что касается метахроматина, то он был находим в виде маленького зернышка, но далеко не в каждой клетке. Произведенные реакции на жир показали, что последний имеется в клетках в очень небольшом количестве. Бедность палочек *Gr. pectinovorum* такими веществами, как жир и метахроматин можно поставить в связь с значительным содержанием в клетках гранулезы, которая для данного вида является, повидимому, основным запасным питательным веществом.

При окраске жгутиков выяснилось, что *Gr. pectinorovum* является перитрихом. Это можно было предполагать уже на основании характера движения палочки в висячей капле. Жгутики немногочисленны, достигают в длину 6—7 μ, располагаются по всей поверхности клетки и находимы только у молодых форм (табл. II, 38). У палочек, имеющих спорогенное зерно, жгутики не обнаруживаются.

Влияние продуктов жизнедеятельности на морфологию клеток

Изучив «нормальную» морфологию клеток *Gr. pectinovorum* на применявшихся нами питательных средах, мы поставили себе задачей — выяснить способность этих форм изменяться под влиянием некоторых факторов. Не лишено было интереса проследить за изменениями, наступающими от действия собственных продуктов жизнедеятельности. Последние, как показали исследования Надсона и Адамович, способны вызывать значительные изменения в морфологических и культурных особенностях бактерий. Мы полагали, что выяснение эффекта аутоинтоксикации поможет нам объяснить появление некоторых форм, находимых в старых культурах. Приводим методику исследований.

Колбы с *к* (ср.) засевались *Gr. pectinovorum* и сохранились в термостате при 35° в течение 8—11 дней. Затем содержимое колб фильтровалось через свечу Chamberland LIII, и различное количество фильтрата прибавлялось к пробиркам с *к* (ср.). Фильтрат был совершенно прозрачен и имел pH 5.6—5.8. В пробирки производился посев *Gr. pectinovorum*, в дальнейшем регистрировалось начало брожения и велись наблюдения за изменением формы развивающихся бактерий.

Добавление 3 и 5 см³ *к* (ср.) вызывает запаздывание начала брожения по сравнению с контролем на 15—20 часов, но не отражается на морфологии самих палочек, которые проделывают, как обычно, все этапы своего развития.

Большие количества фильтрата (10 см³ и 5 см³ *к* (ср.) приводят к еще большей задержке брожения и появлению искривленных в различной степени

палочек, сходных с формами, обнаруженными в старых культурах. Преобладают изогнутые плектридии, но на ряду с ними встречаются изогнутые нити и цепочки клеток.

При внесении 9 см³ фильтрата в пробирку, содержащую кусочки картофеля и 1 см³ 1% раствора глюкозы, мы наблюдали одновременное появление изогнутых форм и крупных плектридий, имевших размеры 0.9—1.1 $\mu \times$ 16—25.6 μ (табл. I, 24).

Подобное явление «гигантизма», редкое в обычных культурах, повидимому зависит от патологической стимуляции роста, вызываемой продуктами обмена, токсически действующими на бактерии. Аналогичные наблюдения были сделаны Филипповым в его опытах с *Phycomyces nitens*, где продукты обмена вызывали появления более крупных, чем обычно, форм.

Посев *Gr. pectinovorum* в фильтрат, к которому были прибавлены простерилизованные кусочки картофеля (без раствора глюкозы), дает очень скудный рост. Количество клеток ничтожно, изредка встречаются зрелые споры. В одном фильтрате микроорганизм не развивался совершенно. Оперируя не с отдельными химическими компонентами, входящими в состав фильтрата, мы не можем указать, от действия каких именно веществ, не задерживаемых фильтром, зависит этот эффект. Во всяком случае, он вызывается не летучими соединениями, так как кипятившийся в течение 10 мин. фильтрат действует так же.

Совместное культивирование *Gr. pectinovorum* с другими бактериями

В этих опытах мы следили за изменением морфологии клеток *Gr. pectinovorum*, развивающегося одновременно с другими микроорганизмами. Для этого были произведены одновременные посевы *Gr. pectinovorum* и *Bac. mesentericus* var. *ruber* в пробирки с *к* (ср.). Развитие *Gr. pectinovorum* в этих условиях не задерживалось, брожение наступало как обычно, но форма клеток изменялась. В основном эти изменения сводились к тому, что в начале спорообразования на конце клетки вместо обычного «булавовидного» утолщения возникали вздутия, имевшие форму шара или лимона и достигавшие 2.5—3.4 μ в диаметре (табл. I, 25). Сама палочка, на конце которой возникало это расширение, была короче и тоньше, чем обычно. Одновременно с этими формами в культурах обнаруживались палочки с перетяжкой или, наоборот, с расширением посредине, а также деформированные короткие палочки (табл. I, 25). Появление этих атипичных форм постоянно наблюдалось в 24-часовых культурах при совместном культивировании с *B. mesentericus*. Клетки последнего энергично размножались и сохраняли свой обычный вид. Несмотря на эти изменения, спорообразование и возникновение почек у *Gr. pectinovorum* протекало как обычно. Укажем, что под влиянием собственных продуктов жизнедеятельности подоб-

ного вздутия на конце у палочки не бывает. Совместное культивирование с *Bact. fluorescens liquefaciens* не отразилось ни на развитии, ни на морфологии клеток *Gr. pectinovorum*.

Обсуждение результатов

Произведенные наблюдения выяснили, что клетки *Gr. pectinovorum* способны размножаться не только поперечным делением, но и с помощью почек. Образование последних наблюдается у более старых клеток, уже утративших способность размножаться делением, и, как показали цитологические исследования, почки образуются благодаря выхождению зернышка хроматина, располагающегося на полюсе клетки и видимого в начальных стадиях спорообразования. Выпячивая оболочку клетки, это зернышко образует почку, которая в дальнейшем отделяется от материнской клетки. Механизм возникновения и полярное расположение почек, а также полная аналогия в морфологических изменениях, предшествующих появлению почек и спор, все это дает основания сблизить процессы образования спор и почек. В определенной фазе своего индивидуального развития клетки способны «выводить» тот небольшой зачаток споры, который у большинства клеток постепенно превращается в спору. Это явление очевидно носит приспособительный характер и не противоречит представлению о бактериях как о существах, эволюция которых сложна и разнообразна. В настоящее время мы можем лишь высказать предположение, что спорообразование является более совершенным приспособлением, чем образование почек, и последнее предшествовало первому. Конечно, нельзя игнорировать и ту возможность, что у различных бактерий репродуктивные образования могут отличаться друг от друга или быть у одних и отсутствовать у других видов. Очевидно, что единой схемы для истории развития всех бактерий установить нельзя.

Возникшие и ставшие свободными почки могут увеличивать свои размеры главным образом в длину и превращаться в обычные вегетативные клетки. Образование почек возможно и в более старых культурах, где они не прорастают, а остаются в культуре, сохраняя при этом свою обычную форму. Ставшие свободными почки не способны к самостоятельному размножению — они не делятся и не почкуются. Следовательно, почки являются одной из фаз индивидуального развития, но не самостоятельной формой существования микроорганизма, способной к дальнейшему размножению. В противном случае мы имели бы культуры, состоящие из палочек и кокков, чего в действительности не было. Обнаружить в культурах свободные почки, в виде мелких преломляющих свет образований, нам удавалось только тогда, когда количество клеток в культуре, дающей почки, было значительным. В течение всего периода наших наблюдений (14 месяцев) мы ни разу не получили штамма, состоящего из кокковидных форм.

Таким образом, по отношению к *Gr. pectinovorum* нет никаких оснований говорить о диморфизме в смысле Kuhn'a и Sternberg.

Фильтруя культуры *Gr. pectinovorum* через свечу Chamberland и засевая фильтрат, мы получали рост этой бактерии. Существование фильтрующихся форм у различных патогенных и сапрофитных бактерий было установлено неоднократно.

В наших опытах при посеве фильтрата рост *Gr. pectinovorum* наступал на 2—3 день, и развивающиеся палочки в морфологическом отношении не отличались от находимых в обычных культурах. Это развитие может зависеть от прохождения через фильтр невидимых форм, способных дать культуру, состоящую из палочек. Возможно и другое предположение. Размер возникающих почек не одинаков, и вследствие этого в культурах находятся образования, имеющие очень небольшие размеры. Случайно проскальзывая через фильтр, они могут в дальнейшем дать рост. Второе объяснение является, повидимому, более верным, так как развитие бактерий наблюдается скоро (на 2—3 день), и положительные результаты не были связаны ни с возрастом фильтруемой культуры, ни с количеством самих фильтраций.

Не все клетки *Gr. pectinovorum* способны образовывать споры и почки. Некоторые палочки дегенерируют и погибают еще до спорообразования, другие изменяют в значительной степени свою морфологию и затем также гибнут и разрушаются. К последней группе относятся те извитые, иногда весьма оригинального вида формы, которые появляются в культурах. Нам удалось получить их в большом числе на средах, к которым было прибавлено значительное количество фильтрата старой культуры. Эти наблюдения позволяют считать их за нежизнеспособные involюционные формы, возникающие благодаря влиянию собственных продуктов жизнедеятельности.

Результаты наших цитологических исследований необходимо рассматривать в свете современного состояния вопроса о ядре у бактерий. Но останавливаться на литературе одного из наиболее спорных вопросов микробиологии не входит в нашу задачу. Укажем только, что исследования с реакцией Feulgen дали ряд весьма интересных наблюдений (Voit, Cuhna u. Muniz, Neumann, Thomas, Stapp u. Bortels, Pokrowskaja, Kuhn u. Sternberg, Pietschmann u. Rippel и др.). Однако этот новый метод не может служить поводом для ревизии ряда более ранних исследований, ставших классическими и проведенных с обычными методами окраски, так же, как дать основание для противопоставления химического понятия о ядре морфологическому. Эта микрохимическая реакция, являясь ценным критерием при выяснении природы различных зерен в клетке, должна служить необходимым дополнением при изучении строения бактерий.

Что касается клеток *Granulobacter pectinovorum*, то несомненный интерес представляет образование в месте слияния хроматиновых зерен вакуоли, в кото-

рой хроматин после фиксации окрашивается как «поясок». Это слияние мы не склонны рассматривать как аутогамию, предшествующую спорообразованию, так как к моменту соединения зерен на конце палочки уже всегда имеется спорогенное зерно. То обстоятельство, что пояски сохраняются полностью у клеток, имеющих созревшую спору, позволяет считать их за хроматин, не использованный при формировании споры и оставшийся в клетке. При образовании споры, как это отмечалось неоднократно, иногда довольно значительные количества хроматиновой субстанции остаются в клетке (Swellengrebel, Mattes.).

К несколько иным выводам приходит Thomas (1932) на основании своих наблюдений над *Bac. Calmettei*. Обнаруженные у этой бактерии поперечно расположенные хромофильные зоны, по его мнению, являются конденсацией различных веществ: нуклеинов, метахроматина и гликогена или глико-протеинового комплекса. Эти зоны, содержащие некоторые составные части цитоплазмы, в физиологическом отношении являются весьма активными и представляют собой эквивалент ядра. Выше мы указывали, что у *Granulobacter pectinovorum* хромофильные зоны не уменьшаются по мере увеличения проспоры, т. е. они не используются при формировании споры, как это утверждает Thomas. Повидимому, это явление нередко выражено и у *Bac. Calmettei*, так как на рисунках, приведенных в работе Thomas, изображены клетки, имеющие одновременно значительных размеров проспоры и весьма широкие пояски (рис. 6, 8, 20 и др.).

В своей работе Thomas не останавливается на механизме образования хромофильных зон. На большинстве его рисунков имеются вполне сформированные поперечные пояски. Судя по рисункам 33, 34, 35, у более молодых клеток имеются окрашивающиеся по Feulgen'у зерна, расположенные диффузно в цитоплазме. Было бы весьма ценным выяснить, в какой мере эти зерна принимают участие в образовании хромофильных зон, т. е. выяснить динамику этого процесса. Мы не склонны идентифицировать хромофильные зоны у *Gr. pectinovorum* и *B. Calmettei*, так как для этого у нас нет оснований. Однако мы считали необходимым остановиться на работе Thomas, так как морфология описанных им поясков имеет много общего с изучавшимися нами хромофильными зонами.

Цитологические исследования показали, что у бацилла мочки льна хроматиновая субстанция не дает стабильной для всех фаз ее индивидуального развития структуры. В клетках может быть или множественная зернистость или единичное, крупное, компактное образование, напоминающее ядро. Видимые картины следовательно, то полностью подтверждают сторонников хромидиальной системы, то согласуются с исследованиями, обнаружившими у бактерий ядро.

Хроматин в клетке способен к перемещению и к уменьшению своей массы в одном и увеличению ее в другом месте. Эта лабильность и способность давать разнообразные структуры в клетке позволяет высказать предположение, что миграция хроматиновой субстанции может зависеть от перемещения авизуаль-

ных частиц. Иначе трудно было бы объяснить увеличение полярного зерна без видимого приближения и слияния с ним зерен хроматина при одновременно наступающем более слабом окрашивании по Feulgen'у цитоплазмы клеток.

Выводы

1. История развития *Granulobacter pectinovorum* состоит из следующих фаз. Молодые, подвижные, размножающиеся делением палочки переходят в утолщенные, неподвижные, образующие спору только в терминальном вздутии. При последующем разрушении палочки спора освобождается. Прорастающая из споры клетка имеет не палочковидную, а веретенообразную форму.

2. Клетки *Gr. pectinovorum* способны размножаться с помощью почек, возникающих в единичном числе на конце утолщенных палочек. Отделившись от материнской клетки, почки не размножаются, а могут непосредственно превращаться в палочку. Почки окрашиваются ядерными красками и дают положительную реакцию по Feulgen'у.

3. Различные извитые формы в культурах возникают под влиянием продуктов жизнедеятельности, накапливающихся в среде. Эти формы являются инволюционными и в дальнейшем погибают.

4. При фильтрации культур *Gr. pectinovorum* было установлено существование фильтрующих форм.

5. Молодые клетки погибают при 53° в течение 5 минут и при 50° в течение 10 минут. Споры убиваются при 85° в течение 10 минут и при 100° в течение 3 минут.

6. Хроматиновая субстанция в палочках, проросших из споры, дает ограниченное компактное образование. В молодых вегетативных клетках хроматин располагается в виде зерен. Формы, находящиеся в стадии спорообразования и возникновения почек, имеют в середине клетки вакуолю, внутри которой находится хромофильное образование, занимающее весь поперечник клетки. Эти «пояски» образованы хроматином и сохраняются в клетках, имеющих вполне созревшую спору.

7. При реакции по Feulgen'у клетки окрашиваются диффузно, но не одинаково в различных фазах развития микроорганизма. Хроматиновые зерна окрашиваются интенсивно.

8. Гранулеза в молодых клетках отсутствует. Появляется она в более старых клетках в виде отдельных, сливающихся потом зерен. Проспоры, споры, почки и «пояски» не содержат гранулезы.

Считаю для себя весьма приятным долгом выразить глубокую благодарность академику Г. А. Надсону за данные им указания и советы.

ЛИТЕРАТУРА

1. Almquist F. Variation and life-cycles of pathogenic bacteria. Journ. of Inf. Dis., vol. 31, 1922, p. 483—493.
2. Almquist E. Biologische Forschung über die Bakterien. Stockholm, 1925.
3. Бачинская А. Наблюдения над историей развития и строением уксусных бактерий. Изв. Акад. Наук, 1933, № 8, стр. 1189—1204.
4. Behrens J. Untersuchungen über die Gewinnung der Hanffaser durch natürliche Röstmethoden. Cbl. f. Bakt., 2. Abt., Bd. 8, 1902, S. 114.
5. Behrens J. Die Pektingärung. Lafar F. Handb. d. technich. Mycol., Bd. 3, Jena, S. 269.
6. Beijerinck M. et van Delden A. Sur les bactéries actives dans le ruissage du lin. Verzamelte Geschriften van M. W. Beijerinck. Deel. 4, p. 212—228, Delft, 1921.
7. Bergey D. Manual of Determinative Bacteriology, 3th ed., Baltimore, 1930.
8. Bredemann G. Bacillus amylobacter A. M. et Bredemann in morphologischer, physiologischer und systematischer Beziehung. Cbl. f. Bakt., 2. Abt., Bd. 23, 1909, S. 385—568.
9. Cuhna A. et Muniz J. Réaction nucléaire de Feulgen. C. R. Soc. Biol., t. 100, 1929, p. 951—954.
10. Cunningham A. The life-cycle of B. saccharobutyricus von Klécki. IV. Special Morphology and Methods of Reproduction. Cbl. f. Bact., 2. Abt., Bd. 83, 1931, S. 22.
11. den Dooren de Jong. Über Bacillus mycoides und den Pleomorphismus. Arch. f. Mikrob., Bd. 4, 1933, S. 36—53.
12. Enderlein G. Bakterien-Cyclogenie, Berlin u. Leipzig, 1925.
13. Филиппов Г. Влияние густоты посева на развитие Phycomyces nitens при освещении рентгеновыми и ультрафиолетовыми лучами. Вестн. рентген. и радиол., № 1—2, 1933, стр. 3—25.
14. Guilliermond A. Contribution à l'étude cytologique des Bacilles endosporés. Arch. f. Protist., Bd. 12, 1908, S. 9—43.
15. Hadley Ph. Microbic Dissociation. Journ. of Infect. Dis., vol. 40, 1927, p. 1—312.
16. Имшенецкий А. К методике культивирования анаэробных бактерий в висячей капле. Арх. биол. наук (в печати).
17. Исаченко Б. и Векенгут А. Несколько наблюдений над циклом развития организма, разлагающего клетчатку. Арх. Биол. Наук, т. 32, 1932, стр. 484—490.
18. Knaysi C. Morphological and Cultural studies of Bacillus megatherium. Journ. Bact., vol. 26, 1933, p. 623—644.
19. Красильников Н. История развития Azotobacter в связи с проблемой полиморфизма. Микроб. журн., т. 12, 1931, стр. 16—30.
20. Krzemieniewska H. Le cycle évolutif de Spirochaeta cytophaga. Hutchinson et Clayton. Acta Soc. Botan. Polon., vol. 7, 1930, p. 507—519.
21. Krzemieniewska H. Contribution à l'étude du genre Cytophaga. Arch. f. Mikrob., Bd. 4, 1933, S. 394—408.
22. Кудрявцев В. К вопросу о полиморфизме бактерий. Новые формы развития Bacillus megatherium de Bary. Изв. Акад. Наук, 1932, № 9, стр. 1301—1327.
23. Kuhn Ph. u. Sternberg K. Über Bakterien und Pettenkoferien. Cbl. f. Bact., 1. Abt., Orig. Bd. 121, S. 113—161.
24. Lewis J. Dissociation and life cycle of Bacillus mycoides. Journ. Bact., vol. 24, 1932, p. 381—414.
25. Löhnis F. Studies upon the life cycles of the bacteria. Mem. Nat. Acad. Sci., vol. 16, 1922, p. 1—252.
26. Mattes O. Parasitäre Krankheiten der Mehlmottenlarven und Versuche über ihre Verwendbarkeit als biologisches Bekämpfungsmittel. Sitz.-Ber. d. Ges. z. Boförd. d. ges. Naturw. Marburg, Bd. 62, 1927, S. 381—417.
27. Meyer A. Die Zelle der Bacteriae, Jena, 1912.
28. Надсон Г. и Адамович С. О влиянии продуктов обмена веществ Bacillus mycoides Flügge на его развитие. Изв. СПб. Бот. сада, т. 10, 1910, стр. 154—165.
29. Neumann. F. Die Frage nach dem Kern der Bakterien und ihre Beantwortung mit Hilfe der Nuclealfärbung. Berlin. tierärzl. Woch., № 7, 1930, S. 101—102.
30. Nyberg C. Morphologie du Bacillus mycoides. Soc. Sci. Fenn. Comment. Biol. vol. 3, № 3, 1928, p. 1—22.

31. Oesterle P. u. Stahl C. Untersuchungen über den Formenwechsel und die Entwicklungsformen bei Bacillus mycoides. Cbl. f. Bact., 2. Abt., Bd. 79, 1930, 3, 1—25.
32. Petschenko B. Wenig bekannte und neue Wachstumsformen des Bac. megatherium (De Bary). Bull. intern. de l'Acad. polon. d. Sci., № 2—7, 1929.
33. Pietschmann R. u. Rippel A. Zur Zellkernfrage bei den Bakterien. Untersuchungen mit Hilfe der Feulgenschen Nuclealreaction. Arch. f. Mikrob., Bd. 3, H. 3, S. 422.
34. Pokrowskaja M. Zytologische Beobachtungen über den Dissoziensprozess der Pestbazillen. Cbl. f. Bakt., 1. Abt., Orig. Bd. 119, 1931, S. 353—361.
35. de Regel S. Entwicklungsgang von Azotobacter chroococcum. Cbl. f. Bakt., 2. Abt., Bd. 86, S. 44—68.
36. Рокицкая А. Фазы жизненного процесса почвенного целлюлозо-разрушающего микроба Spirochaeta cytophaga и распространение его в почвах Украины. Почвоведение, № 3, 1933, стр. 209—224.
37. Рохлина Э. Клеточное ядро дрожжей и реакция Feulgen'a. Изв. Акад. Наук, 1933, № 6, стр. 855—858.
38. Рудаков К. О цикле развития молочнокислых палочек. Микробиология, т. 2, 1933, стр. 57—62.
39. Ruschmann G. u. Bawendamm W. Zur Kenntnis der Rösterreger Bacillus felsineus Carbone und Plectridium pectinovorum (Bac. amylobacter A. M. et Bredemann). Cbl. f. Bakt., 2. Abt., Bd. 64, 1925, S. 340—394.
40. Schussnig B. Beitrag zur Zytologie der Schizomyceten. Cbl. f. Bakt., 1. Abt., Orig. Bd., 85, 1920, S. 1—12.
41. Stapp C. u. Zycha H. Morphologische Untersuchungen an Bacillus mycoides; ein Beitrag zur Frage des Pleomorphismus der Bakterien. Arch. f. Mikrob, Bd. 2, 1931, S. 493—536.
42. Stapp C. u. Bortels. Ztschr. f. Parasiten, Bd. 4, 1931, S. 101.
43. Störmer K. Über die Wasserröste des Flachs. Inaug. Diss. Jena, 1904.
44. Stoughton R. The Morphology and Cytology of Bac. malvacearum. Proc. Royal. Soc., ser. B., vol. 105, 1929, p. 469—484.
45. Swellengrebel N Zur Kenntnis des Sporenbildung bei den Bakterien. Arch. f. Protist., Bd. 31, 1913, S. 277—285.
46. Thomas A. Sur la cytologie de Bacillus Calmettei nov. sp. C. R. Soc. Biol., t. 105, 1930, p. 859—861.
47. Thomas A. Contribution à l'étude cytologique des Schizophites. Arch. zool. expér., t. 72, 1932, p. 417—443.
48. Voit K. Über das Verhalten der Bakterien zur Nuclealfärbung. Ztschr. f. ges. exper. Med., Bd. 55, 1927, S. 564—568.
49 Виноградский С. Sur le ruissage du lin et son agent microbien. C. R. d. l'Acad. d. Sci. Paris, t. 121, 1895, p. 742—745.

ОБЪЯСНЕНИЯ К ТАБЛИЦАМ

ТАБЛИЦА I.

1. Молодые клетк *Granulobacter pectinovorum*.
2. Более крупные утолщенные палочки с начинающей образовываться вакуолей.
3. Клетки с булавовидно утолщенными концами и крупной вакуолей.
4. Стадия зрелых плектридиев. У полюса спор светлый дворик *a*; ось споры не совпадает с осью палочки.
5. Образование спор у двух соединенных друг с другом клеток.
6—7. Споры с остатками клеток.
8. Свободные споры.
9—12. Прорастание свободных спор.
13. Прорастание плектридиев.
14. Прорастание спор, имеющих придатки (остатки клеток).
15. Веретенообразной формы клетки, проросшие из споры.
16. Деление проросших из споры клеток.
17. Атипичное прорастание споры. Вследствие небольших размеров выходного отверстия в оболочке споры содержимое клетки быстро перемещается в конец палочки, которая приобретает клиновидную форму.
18. Постепенное отделение почки от материнской клетки и превращение ее в палочку.

19, 20, 21, 22. Клетки с терминальными почками.
23. Извитые involюционные формы.
24. Гигантские плектридии, возникающие под влиянием собственных продуктов жизнедеятельности.
25. Клетки *Gr. pectinovorum*, изменившие свою форму при совместном их культивировании с *Bac. mesentericus* var. *ruber*.

ТАБЛИЦА II.

1. Зерна хроматина в молодых клетках *Gr. pectinovorum*. *a* — крупное хроматиновое тельце, возникающее благодаря слиянию мелких зерен.
2. Образование крупных зерен хроматина и увеличение полярного зерна.
3. Начало образования проспор. Зерна хроматина сближаются и сливаются в слабее воспринимающую краску и расположенную в середине клетки массу. На конце каждой клетки проспора.
4—10. Постепенное увеличение проспоры. Поперечные хромофильные зоны в виде поясков.
11—14. Палочки с зрелыми спорами и хромофильными зонами.
15. Крупное зерно хроматина в клетках, проросших из споры.
16. Деление хроматинового тельца, предшествующее делению веретенообразных проросших из споры клеток.
17—20. Клетки с окрашивающимися почками и хромофильными зонами.
21—28. Проспоры, пояски, зерна хроматина и почки (реакция Feulgen'a).
29. Молодые клетки, не дающие реакции на гранулезу.
30—32. Начальные стадии отложения гранулезы в клетках.
33—34. Более крупные зерна гранулезы, образующиеся в дальнейшем.
35. Терминальная почка, не содержащая гранулезы. Клетка окрашена диффузно.
36. Реакция на гранулезу у зрелых плектридиев. Спора и вакуоля не содержат гранулезы.
37. Мелкие зерна гранулезы в остатках клетки, образующие у споры придаток.
38. Перитрихиально расположенные жгутики у молодых клеток.

A. IMŠENECKIJ. STRUCTURE AND DEVELOPMENT OF *GRANULOBACTER PECTINOVORUM* Fribes

CONCLUSIONS

1. The development of *Granulobacter pectinovorum* consists of the following phases. Young, mobile rodlike organisms, capable of reproduction by division, change into thicker, immobile forms that produce a spore solely in their terminal enlarged part. Somewhat later, the bacillus undergoes destruction and the spore is liberated. The cell that germinates from the spore is not rodlike, but spindleformed.

2. The cells of *Gr. pectinovorum* are capable of reproduction by means of buds that appear in single number at the end of the thicker rods. Having separated themselves from the mother cell, the buds do not reproduce, but they are capable of transforming themselves directly into a rodlike organism. The buds take up nuclear stains and give a positive Feulgen test.

3. Different meandric forms appear in cultures under the influence of the products of vital activity that assemble in the medium. These are involution forms; later on they undergo destruction.

4. Filtration of the cultures of *Gr. pectinovorum* has shown the existence of forms capable of passing through the filtre.

5. Young cells are destroyed: at a temperature of 53° in the course of 5 minutes, and at 50° in the course of 10 minutes. Spores are killed by a temperature of 85° in the course of 10 minutes, by 100° in 3 minutes.

6. The chromatine substance in the rods germinated from the spore, forms a clearly delimited compact body. In young vegetative celle the chromatine lies in granu-

les. The forms that are in the stage of spore formation or are undergoing budding, possess in the middle of the cell a vacuole, containing a chromophile body that takes up the entire transverse diameter of the cell. These «Clitelli» are formed of chromatine; they do not disappear even in cells containing an entirely ripe spore.

7. The Feulgen test being used, the cells stain diffusely but the picture obtained is different for the different developmental phases of the microorganisms. The chromatine granules stain intensively.

8. Granulose is not present in young cells. It makes its appearance in older cells in the form of separate granules that later on fuse with one another. Prospores, spores, buds and «Clitelli» contain no granulose.

Microbiological laboratory
of the Academy of Sciences of USSR

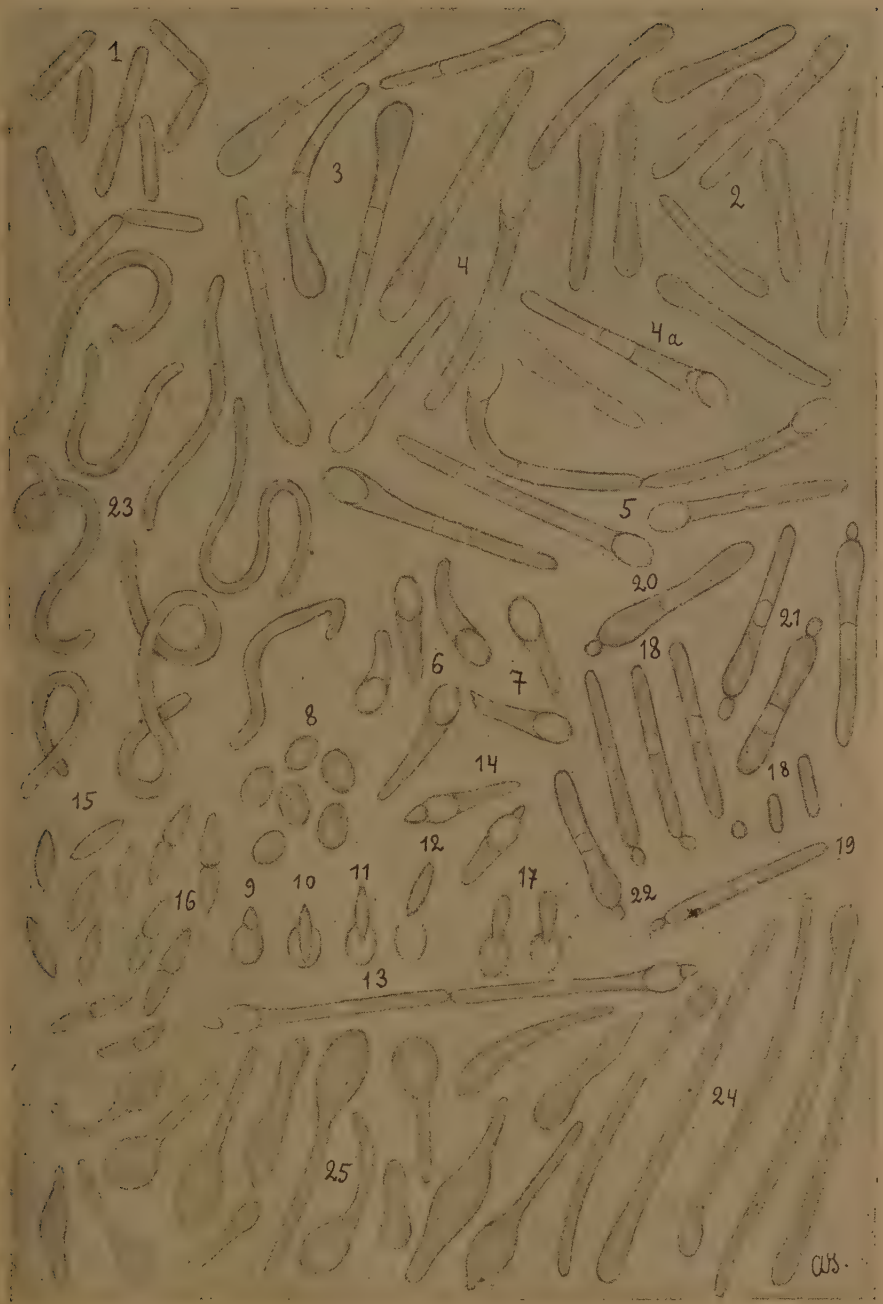
EXPLANATION OF PLATES

PLATE I.

1. Young cells of *Gr. pectinovorum.*
2. Larger dimensioned and thicker rods in which the beginning of the formation of a vacuole is observed.
3. Cells with clubshaped ends and a large vacuole.
4. Stage of ripe plectridia At the poles of the spore a light space *a*; the axe of the spore does not coincide with the axe of the rod.
5. Formation of spores in two conjoined cells.
6—7. Spores with cellular rests.
8. Free spores.
9—12. Germination of free spores.
13. Germination of plectridia.
14. Germination of spores.
15. Spindleformed cells germinated from spores.
16. Division of cells germinated from spores.
17. Atypical germination of spore. The small dimensions of the aperture formed in the covering of the spore, causes the contents of the cell to displace themselves quickly towards the end of the rod, the latter acquiring in consequence a clubshaped form.
18. Gradual segregation of the bud from the mother cell and its transformation into a rod.
19, 20, 21, 22. Cells with terminal buds.
23. Meandric involutionary forms.
24. Giant plectridia formed under the influence of the products of the organisms.
25. Cells of *Gr. pectinovorum* that have modified their form on being cultivated together with *Bac. mesenteriens* var. *ruber*.

PLATE II.

1. Chromatine grains in young cells of *Gr. pectinovorum. a* — large chromatine corpuscle, formed by fusion of smaller grains.
2. Formation of large chromatine grains and increase of dimensions of the polar grain.
3. Beginning of prospore formation. The chromatine grains approach each other and fuse into a less intensely staining mass situated in the middle of the cell. A prospore is present at the end of each cell.
4—10. Gradual increase of the dimension of the prospora. Transverse chromatine zones in form of Clitelli.
11—14. Rods with ripe spores and chromophile zones.
15. Large chromatine grain in cells sprouted from spores.
16. Division of the chromatine corpuscle, preceding the division of spindleformed cells germinated from spores.
17—20. Cells possessing buds that take up stains, and containing chromophile zones.
21—28. Prospores, Clitelli, chromatine grains and buds (Feulgen's test).
29. Young cells that give a negative granulose test.
30—32. Early stages of deposition of granulose in cells.
33—34. Subsequently formed larger granulose grains.
35. Terminal bud containing no granulose. The cell is stained diffusely.
36. Granulose test in ripe Plectridia. Both spore and vacuole contain no granulose.
37. Small grains of granulose in cellular rests that adher to the spore.
38. Peritrichous disposition of the flagellae in young cells.


1
3
2
4
4a
23
5
20
21
18
6
7
8
14
15
18
12
19
16
9
10
11
17
22
13
24
25

a
1
2
3
4
5
6
7
8
9
10
11
12
13
14
15
16
17
18
19
20
21
22
23
24
25
26
27
28
29
30
31
32
33
34
35
36
37
38

ИЗВЕСТИЯ АКАДЕМИИ НАУК СССР. 1934
BULLETIN DE L'ACADÉMIE DES SCIENCES DE L'URSS

Classe des sciences mathématiques et naturelles

Отделение математических и естественных наук

ЯРОВЫЕ И ОЗИМЫЕ РАСЫ У ПРОХОДНЫХ РЫБ

Л. С. БЕРГ

(*Представлено* Зоологическим институтом)

Проходными рыбами называются такие, которые для размножения покидают свойственную им среду и переходят из соленой воды в пресную или, наоборот, из пресной — в соленую. К последней категории относится только угорь *Anguilla anguilla* (L.), который для размножения уходит из рек в глубины океана. Все прочие проходные рыбы входят для нереста из соленой воды в пресную; таковы многие представители семейств миноговых, осетровых, сельдевых, лососевых, карповых.

Замечательно, что проходные рыбы свойственны лишь умеренным и частью арктическим широтам обоих полушарий;[1] в тропиках же их нет.

Одно из самых загадочных явлений в биологии рыб это — наличие у многих проходных рыб двух форм, или рас, которые отличаются друг от друга временами вхождения в реки для нереста или, точнее, моментом, когда у этих рыб появляется в море импульс к вхождению в реки для икрометания. Эти расы можно назвать *сезонными*.

Сезонные расы есть и у не проходных рыб; с особенной ясностью они развиты, напр., у океанической сельди *Clupea harengus*. Но в настоящей статье мы будем говорить только о сезонных расах у проходных рыб.

Лососевые

Наилучше изучены сезонные расы у лососевых. Наиболее резко и просто выражены они у дальневосточного лосося — кеты (*Oncorhynchus keta*), с которой мы начнем наше изложение.

На Амуре различают кету *летнюю* и кету *осеннюю*. Ход летней кеты из моря в Амур начинается в первых числах июля и обычно прекращается к тому времени, когда начинается ход осенней, — именно к середине августа. Соответ-

[1] В арктических широтах южного полушария проходных рыб, естественно, нет.

ственно с этим, летняя кета приступает к икрометанию на месяц раньше, чем осенняя; нерест у нее приходится на середину августа, тогда как у осенней кеты он начинается в середине сентября. Летняя кета подымается в реку не так высоко, как осенняя: она доходит до впадения р. Уссури и входит в небольшом количестве в эту реку, тогда как осенняя подымается гораздо выше, до Забайкалья. Затем отметим чрезвычайно важный факт, указанный В. К. Солдатовым (1912, стр. 137): *осенняя кета приходит с моря с значительно менее развитыми половыми продуктами, чем какие наблюдаются у идущих вместе с нею запоздавших особей летней кеты.* Так, у 20 особей запоздавшей летней кеты, добытой в Лимане Амура с 24 августа по 1 сентября 1907 г., вес икры в процентах к весу всего тела составлял в среднем 13.7, тогда как у 63 особей осенней кеты, пойманной там же одновременно, этот процент равнялся в среднем всего 5.6.

Морфологически летняя и осенняя кета разнятся, насколько известно, только своей величиной; летняя значительно мельче осенней: по данным В. К. Солдатова (1912), средняя длина самцов летней кеты из низовий Амура 61 см, тогда как самцы осенней оттуда же имеют в среднем 75 см (данные относятся к 1907 и 1908 гг.). Соответственно число икринок у летней меньше: в среднем 2.5 тысячи, тогда как у осенней 3.9 тысяч.

Подобным образом и между озимыми и яровыми хлебами нет морфологических различий; озимые хлеба представлены более мощными и более урожайными растениями.

Итак, резюмируем отличия осенней кеты от летней:

1) она входит позже летней,

2) имеет при входе в реку менее развитые половые продукты,

3) мечет икру позже,

4) подымается по реке выше,

5) крупнее и тяжелее летней,

6) более плодовита, чем летняя.

По количеству, осенняя кета в Амуре ныне значительно преобладает над летней; но перед войной было обратное: летняя кета преобладала над осенней.

Высказывалось мнение, что летняя кета есть не что иное, как осенняя, но в более молодом возрасте. Но это неверно: летняя кета в Амуре имеет тот же возраст, 3—6 лет, что и осенняя, и тоже входит из моря, будучи, как правило, возрастом почти в четыре года. Поэтому считать ее за особую возрастную категорию осенней нет оснований.

Теперь возникает вопрос, не может ли летняя кета, при известных природных условиях, перейти в осеннюю и обратно? На это нужно совершенно определенно ответить — не может: вся кета, как летнего, так и осеннего ходов, после нереста сплошь погибает. Вообще, все тихоокеанские лососи из рода *Oncorhynchus* мечут икру только один раз в жизни и после икрометания гибнут.

Возможно, наконец, еще такое предположение: не может ли получиться в природных условиях из икры, отложенной летней кетой, осенняя кета, и обратно, из икры осенней не может ли вывестись летняя? Хотя над кетой соответственных опытов не производилось, но на основании того, что мы знаем относительно другого представителя рода *Oncorhynchus* — чавычи (*O. tschawytscha*), можно думать, что из икры летней кеты в природных условиях должна выйти летняя же, а из икры осенней — осенняя же.

Скажем несколько слов относительно замечательных наблюдений, произведенных американскими ихтиологами Ричем и Голмзом (Rich и Holmes) над чавычей, входящей в реку Колумбию. Здешняя чавыча (chinook salmon или king salmon или quinnat американцев) представлена двумя расами — летней, входящей в реку с июля по сентябрь и соответствующей летней кете, и весенней, соответствующей осенней кете. Названные авторы, путем массового мечения мальков, удостоверились, что из мальков весенней расы выходят весенние взрослые, а из мальков летней расы — летние взрослые. Делались такие опыты: икра бралась из р. Willamette, притока Колумбии, где нерестится исключительно весенняя чавыча, и выдерживалась в таких притоках р. Колумбии, где нерестится только летняя чавыча; вылупившиеся мальки здесь же и выпускались. Тем не менее, выросши, они вернулись обратно из моря в качестве весенних рыб. Делались опыты и с летней чавычей: икра ее воспитывалась в условиях весенней, но из нее выходили, тем не менее, летние чавычи.

Словом, ни летнюю форму не удалось пока превратить (по крайней мере, в доступных условиях опыта) в осеннюю, ни осеннюю в летнюю.

Принимая во внимание все выше сказанное, я выделил осеннюю кету в особую расу, infraspecies *biennis* Berg (1932, стр. 115)[1] (летняя же кета составляет типичную форму). Следует иметь в виду, что летняя и осенняя кета мечут икру в разных местах и в разное время, а потому возможность образования помесей между ними мало вероятна.

Кроме кеты и чавычи, сезонные расы известны для третьего тихоокеанского лосося — нерки (см. Берг, 1932, стр. 126). Возможно, что они имеются и у других видов рода *Oncorhynchus*.

Так обстоит дело у тихоокеанских лососей из рода *Oncorhynchus*. Общая картина наличия двух рас получается здесь простой и совершенно четкой, хотя самый способ образования этих рас нам пока неясен.

Аналогичные расы имеются у так наз. атлантического лосося[2] (род *Salmo*), но здесь картина получается гораздо более сложной и запутаной.

[1] О том, что такое infraspecies, см. в Рыбах пресных вод СССР, 3-е изд., I, 1932, стр. 15.

[2] Называть этого лосося атлантическим не совсем правильно, так как представители рода *Salmo* имеются и в Тихом океане.

Сравнительно просто обстоит дело у лосося из наших северных рек, или у семги (*Salmo salar*, а в Белом море *S. salar brevipes*). У семги различают две формы, летнюю и осеннюю:

1) *летняя* входит в реки летом с хорошо развитыми половыми продуктами и *мечет икру той же осенью*, не подымаясь высоко вверх по реке; размеры обычно сравнительно небольшие;

2) *осенняя* (infraspecies *biennis* Berg, 1912, стр. 137) входит в реки осенью с слабо развитыми половыми продуктами, подымается обычно высоко вверх по рекам и *мечет икру в следующем году осенью*, проведя в реке целый год (и ничем все это время не питаясь); размеры, как правило, большие.

Аналогия с летней и осенней кетой, как видим, поразительная. Но есть и различия, весьма замечательные. Хотя осенняя кета мечет икру позже летней, но все же — в том же году. Между тем осенняя семга запаздывает в икрометании, по сравнению с летней, на год; во всяком случае, перезимовывает в реке, не нерестуя, и мечет икру следующей осенью. Поэтому осеннюю расу семги можно с полным правом назвать, как я это сделал, *озимой* (biennis), в отличие от летней семги, которая созревает в том же году, и является яровой.

Является вопрос, не переходит ли в природных условиях осенняя семга в летнюю и обратно? В. Р. Алеев (1928) думал, что ему удалось доказать превращение беломорской летней семги в осеннюю. Вот как был поставлен опыт. В первой половине лета 1924 г. на р. Зимней Золотице, впадающей в Белое море севернее Архангельска, была отсажена в садок семга-«закройка». От одной семги длиною 59 см и весом 1.48 кг была 17 октября того же года получена икра, а затем семга была помечена и выпущена обратно. Через год, 11 октября, эта рыба была снова поймана в той же реке; она только-что зашла с моря и имела все наружные признаки осенней семги, «была чистая, жирная, блестящая»; при длине в 67 см она весила 3.15 кг. Таким образом, заключает В. Р. Алеев, «весенняя» семга 1924 года превратилась в 1925-м году в осеннюю.

Однако, опыт этот не доказателен, ибо закройка есть та же осенняя семга, но проведшая зиму перед устьями реки или в устье реки и весною (в начале лета) поднявшаяся вверх по реке.

Grilse англичан, или *тинда* наших северных рыбаков — это лосось, проведший одну зиму в море и вернувшийся в реку — обычно в июле — для нереста. Тинда это яровая форма. Calderwood, прекрасный знаток биологии шотландского лосося, категорически возражает против возможности превращения тинды в то, что мы называем озимой расой и что у англичан носит название spring salmon — весенний лосось (1930, p. 40): «весенний лосось» имеет тоже свою стадию, аналогичную тинде, но он проводит ее в море; осенью в реках Шотландии можно

наблюдать и отдельные экземпляры grilse (тинды) и единичных «весенних лососей» (т. е. «тинду» озимой расы), их ровесников по возрасту, но даже еще меньшей величины чем grilse.[1] Стало быть, нельзя думать, чтобы в природе тинда превращалась в озимую семгу. «Spring fish cannot be bred from grilse»: от тинды нельзя получить осенней семги, говорит Calderwood (p. 43).

Таким образом, мы не имеем пока оснований утверждать, чтобы в природных условиях лосось, метавший первый раз икру в качестве летнего, мог в следующий раз входить в реку в качестве осеннего.

Не доказано и обратное, чтобы осенний лосось вошел в реку вторично в качестве летнего.

С другой стороны, мы не имеем оснований настаивать на наследственном характере летней и осенней расы у лосося. Постоянство этих рас можно было бы объяснить только таким путем, что они всегда мечут икру в разных местах реки и не дают помесей друг с другом. Но это пока не доказано, а что касается невозможности помесей — маловероятно.

Если летняя и осенняя формы лосося во взрослом состоянии не переходят друг в друга, то не исключена возможность того, что из одной и той же икры могут получиться и медленно растущая тинда (grilse), и более быстро растущий осенний лосось. В качестве аналогии можно сослаться на весьма интересные данные, полученные П. В. Тюриным (1933), относительно окуня (*Perca fluviatilis*) озера Чаны в Зап. Сибири. В этом озере имеются две формы окуня:

1) morpha *phragmiteti* Berg 1933, мелкая, медленно растущая, быстро созревающая, водится в береговых зарослях и принадлежит к так наз. мирным рыбам и

2) крупная, быстрорастущая, созревающая на год позднее, живет в открытой части озера и питается рыбой (этого окуня я считаю за типичную форму).

В молодом возрасте обе формы живут совместно. По наблюдениям Тюрина, крупный окунь в большей части (83%) представлен самками. Названный автор объясняет это тем, что крупный возникает из мелкого путем перехода части мелких окуней, обладающих ускоренным ростом (а самки у окуня растут быстрее самцов), на хищнический образ жизни.

Подобным образом и у лососей быстро растущие особи могли бы стать осенними, медленно растущие — летними.

Но у лосося дело обстоит гораздо сложнее. Здесь нельзя установить такого всеобщего правила, чтобы осенний лосось был всегда крупнее летнего. Так, у лосося из р. Сояны (Сояна — это приток Кулоя, впадающего в Мезенскую

[1] То же наблюдается и у нас на Кольском полуострове. В р. Поное, напр., осенью вместе с сравнительно крупной осенней семгой можно встретить осеннюю же (озимую) семгу длиной менее 40 см.

губу) мы, по исследованиям Е. С. Кучиной, не видим разницы в темпе роста между летней и осенней формой:

		Речной период				Морской период	
Число полных лет		1	2	3	4	1	2
летняя	♂ (237 шт.)	39	89	131	162	380	632 мм
	♀ (140 „)	42	95	135	162	360	618 „
осенняя	♂ (105 „)	39	87	129	160	375	622 „
	♀ (351 „)	42	92	134	160	377	603 „

Против возможности перехода летней семги в осеннюю можно, по аналогии, привести также данные о расах чавычи (*Oncorhynchus tschawytscha*), о которых мы уже упоминали выше (стр. 713).

С другой стороны, в реках нашего севера тинда почти сплошь представлена самцами. Так, из р. Нивы, впадающей в Белое море у Кандалакши, и из Териберки доставлены одни самцы тинды; на Сояне в 1932 г. среди 153 особей тинды оказалось только 9 самок; в сборах 1933 г. с р. Вороньей (Мурман) на 312 самцов тинды пришлось всего 9 самок. Во Франции тоже среди тинды наблюдаются почти сплошь самцы. В Норвегии у тинды 19% самок, в Рейне 17%, в Шотландии около 50% самок. Среди летней, вообще, преобладают самцы. Напротив, среди осенних лососей преобладают самки. Таким образом, самцы тинды в р. Ниве или Вороньей должны, как правило, участвовать в нересте совместно с самками летней. Но, может быть, они также оплодотворяют икру осенних?

Для разрешения всех этих вопросов необходимо поставить специальные опыты.

Такова семга Мурмана, Белого моря и Печоры.

Но в Атлантическом океане дело, оказывается, сложнее. В Рейне, затем у берегов Франции, в Англии, Шотландии летний лосось (яровой) ведет себя так же, как и у нас на севере, озимый же является в сущности не осенним, а зимним: главный ход его приходится на декабрь или январь и продолжается до марта (хотя начинается ход еще с осени). Словом, в теплом климате атлантического побережья получается аналогия с озимыми хлебами наших южных районов — Закавказья и Туркестана, где эти хлеба высевают нередко в январе.

Остановимся несколько подробнее на биологии шотландского лосося. Мелкий осенний лосось с плохо развитыми половыми продуктами (его англичане называют spring salmon, т. е. весенним) начинает входить из моря в реки Шотландии еще со второй половины сентября. Эти лососи будут метать икру в следующем году, в октябре или ноябре. Но главный ход этой расы, достигающей веса свыше 15 кг, приходится на февраль, март и начало апреля. К концу мая «весенний лосось» обычно перестает ловиться в устьях рек Шотландии. Но далее вот, что замечательно. В апреле и мае вместе с «весенним» лососем начинает входить

в реки и летний. По размерам, форме, окраске и состоянию половых продуктов, он ничем не отличается от весеннего, и рыбаки их не различают. Различить их можно только по чешуе, на которой запечатлеваются условия питания: летний лосось питался непосредственно перед вхождением в реку, тогда как весенний перестал питаться уже сравнительно давно, в холодное время года, и за последние месяцы обнаруживает малый прирост (Menzies, 1931, p. 109—110).

Как видим, хотя в принципе различие между озимой и яровой расой сохраняется, но в деталях дело оказывается гораздо сложнее, чем у лосося из наших северных рек.

И у нас, и в Шотландии, как среди осенних, так и среди летних лососей, вошедших в реку из моря, есть особи, проведшие одну зиму в море, две зимы, три зимы и изредка и больше.[1] Почему один лосось входит в реку для нереста, проведя только одну зиму в море, тогда как у другого подобный инстинкт пробуждается через две зимы, у третьего — через три? Некоторые полагают, что и эти лососи представляют собою особые формы или расы, каждой из коих свойственно определенное время пребывания в море до первого нереста. Но, говорит Menzies (p. 198), неужели эти «расы» не смешиваются на нерестилищах, где икра лосося одной группы может быть оплодотворена молоками лосося из другой группы — на год или два старше или моложе? Для разрешения этого вопроса нужны специально поставленные опыты.

Вообще, в биологии лосося пока еще очень много загадочного, хотя над этой рыбой в настоящее время усиленно работают и у нас, и за границей.

То же наличие двух рас наблюдается и у другой, родственной лососю, рыбы, кумжи (*Salmo trutta*), хотя здесь явления оказываются более сложными, ибо кумжа имеет обыкновение заходить в реки и не для нереста; такая кумжа, пробыв некоторое время в реке, возвращается обратно в море. В Шотландии большая часть кумжи мечет икру в том же году, когда вошла в реку (Nall, 1930, p. 253), но в р. Твид (Tweed), например, часть из входящих ранней зимой выметывает икру в этот же сезон, но большая часть будет метать лишь в следующую зиму (Nall, p. 173, 255). Рыбы, входящие весной и летом, мечут икру в том же году. Таким образом, и здесь имеются расы яровая и озимая. Наличие этих двух рас отмечено и для рейнской кумжи. То же подтверждается и для кумжи реки Поноя (Кольский п-в) по наблюдениям Института озерного и речного рыбного хозяйства в 1932 г. (А. Г. Смирнов).

С особенной ясностью развиты яровая и озимая расы у каспийского лосося, *Salmo trutta caspius*. Лосось этот по числу чешуй ближе к кумже (*S. trutta*), по числу тычинок — к северному лососю (*S. salar*). Я его отношу к *Salmo trutta* на основании того, что он в реках бассейна Каспийского моря

[1] В Шотландии известны случаи, правда редкие, лососей, которые прожили в море пять лет подряд (Menzies, p. 97).

образует жилую (никогда не уходящую в море) форму — форель *S. trutta caspius* morpha *fario*). А способность образования форелей — это одна из характерных особенностей кумжи. Однако, не исключена возможность, что каспийский лосось есть производное северного лосося, *Salmo salar*, изменившего в Каспие некоторые свои привычки в сторону кумжи.

Как бы то ни было, у каспийского лосося есть две расы:

1) *Яровая*. Она входит в Куру в октябре с почти зрелыми половыми продуктами, имеет сравнительно небольшой вес, не свыше 12 кг, подымается не высоко, всего на 600—700 км от устья (т. е. не выше среднего течения Куры) и мечет икру в том же году; количество ярового лосося или, как его называют на Куре, *лоха* ничтожно по сравнению с озимым: за осень 1915 г. в нижнем течении Куры, на Банковском промысле, поймано всего 49 самок и 13 самцов «лоха», тогда как озимого вылавливали более двух десятков тысяч штук.

2) *Озимая*. Эта раса начинает входить в Куру еще в октябре, но главный ход приходится на ноябрь—декабрь. Озимая раса, имеющая слабо развитые половые продукты, подымается по Куре очень высоко — выше Тифлиса, именно до Ахалцыха и истоков Арагвы, и мечет икру в верховьях рек в октябре — ноябре, через 9—11 месяцев после входа из моря в Куру. Раса эта гораздо крупнее летней, достигая веса в 51 кг (таких крупных атлантических лососей никогда не наблюдали, а о кумже и говорить не приходится).[1]

Так как входят в Куру обе расы почти одновременно и так как яровой каспийский лосось ловится десятками штук, а озимый — тысячами, то предположение, что яровой каспийский лосось в природе превращается в озимого, отпадает.

В других реках южного Каспия имеются те же две расы, но в деталях они показывают много особенностей; в общем, они очень мало известны. В реки кубинского побережья Каспия входит, повидимому, только яровой, мелкий лосось («лох») весом 2—3 кг.

В реках Самуре (Дагестан) и в Тереке есть обе расы. В Волгу лосось в настоящее время входит в небольшом количестве, в XVII же столетии его, по данным А. Н. Державина (1934), ловилось много в Волге вверх до Казани (вероятно и выше), в Оке и Каме. На основании исследования 500 штук лососей из дельты Волги А. Н. Державин установил, что ход его продолжается с августа (5.8%) по декабрь (0.2%), разгар хода приходится на октябрь, когда вылавливают 56.5% общего количества, в сентябре 17.2%, в ноябре 20.2%; средний вес этого лосося 8.7 кг (максимальный 22 кг); это озимый лосось. Яро-

[1] Приведем, по данным В. Н. Беляева (1932), месячные уловы лосося, в тысячах штук, в низовьях Куры, в среднем за годы 1922/23—1927/28:

X	XI	XII	I	II	III	IV	V	год
0.8	6.8	9.5	3.1	1.6	0.4	0.1	0.02	22.3

вого лосося пока в дельте Волги не обнаружено, хотя возможность вхождения его отдельными экземплярами не исключается.

Из других лососевых отметим наличие двух рас у гольца *Salvelinus alpinus*,[1] возможно — у ледовитоморского омуля (*Coregonus autumnalis*).

Осетровые

Яровые и озимые расы выражены чрезвычайно ясно и у осетровых, хотя до сих пор это явление не было поставлено в параллель с тем, что наблюдается у лососевых. Изложим вкратце относящиеся сюда факты, останавливаясь, за недостатком места, преимущественно на осетровых Каспийского моря.

Севрюга

Севрюга (*Acipenser stellatus*) начинает входить из Каспийского моря в Урал в середине апреля; ход продолжается и в мае. Нерест этой севрюги — ее можно назвать *яровой* — происходит в мае и июне. На названные месяцы приходится в Урале главный период лова этой рыбы.

Но с половины августа севрюга снова начинает входить в Урал и продолжает итти до половины октября; эта севрюга залегает на зиму в реке на ямы («ятови»),[2] весною подымается и мечет икру в мае. Это, стало быть, *озимая* севрюга; ее гораздо меньше, чем яровой.

Н. Северцов (1863) в своем замечательном описании жизни красной рыбы в р. Урале изображал жизнь севрюги в этой реке таким образом: весной она входит из моря в низовья Урала и мечет икру, затем скатывается в море, в начале осени снова входит в Урал, зимует здесь на ятовях, весной подымается вверх, мечет икру и снова скатывается в море. Таким образом, по этим представлениям имеется всего одна раса севрюги, которая мечет ежегодно икру, проводя зиму попеременно то в реке, то в море. Не, по моему мнению, эта картина неправильна: мы имеем две расы севрюги, одну — яровую, другую — озимую. Трудно себе представить, чтобы выметавшая икру в мае—июне севрюга могла успеть скатиться в море, оправиться здесь и откормиться настолько, чтобы быть в состоянии в половине августа снова войти в реку. (В реке севрюга, повидимому, питается очень слабо; см. Державин, 1922, стр. 87.) Для донской севрюги, в общем по образу жизни аналогичной уральской, это невозможно — просто по срокам: она нерестует со второй половины мая до конца июня, а летне-осенний ход начинается у нее уже в июне.

[1] Наблюдения А. Н. Пробатова в р. Каре, впадающей в Карскую губу (см. Берг, 1933, стр. 842).

[2] Слово *ятовь* происходит от турецкого корня *ят* — лежать. В буквальном переводе ятовь — это залежка или лежбище.

В Волге севрюга ведет себя аналогично тому, что мы знаем для Урала. Приведем весьма ценные данные об уловах севрюги в северном Каспие, сообщенные Гриммом (1893). Они относятся главным образом к предустьевому пространству Волги и к дельте этой реки и иллюстрируют приемку одного крупного промысла в дельте Волги. Цифры представляют средние месячные уловы в штуках за 1879—1892 годы по старому стилю:

	штук	%		штук	%
Я	3	0.01	И	356	1.8
Ф	—	—	А	602	3.1
М	272	1.4	С	442	2.3
А	6457	32.9	О	236	1.2
М	6908	35.2	Н	23	0.1
И	4308	22.0	Д	6	0.03

Как видим, главный ход севрюги из Каспия в Волгу происходит весною; начинает севрюга подыматься по вскрытии льда, и массовый ход наблюдается с середины апреля до конца мая. Эта — яровая — севрюга в главной массе мечет икру в тот же сезон, в мае, июне и частью в июле на нижней и средней Волге, от Ахтубы до Тетюш.[1] Однако, уже в июне начинают в низовьях Волги встречаться севрюги с слабо развитыми половыми продуктами — очевидно, особи озимой расы. Озимая севрюга продолжает итти до ноября, но ход ее, по сравнению с весенней, очень мало интенсивен, как можно видеть из приведенной таблицы. Единичными экземплярами эта севрюга залегает в низовьях Волги на зимовку в ямы, «на ятови». Весною и в начале лета следующего года озимая севрюга, перезимовав в реке, будет метать икру.

По наблюдениям А. В. Подлесного (1930), в низовьях Волги, между Владимировкой и Дубовкой севрюга нерестится двумя партиями:

1) в полоях, с конца мая до июля, на глубине $1^1/_2$—2 м,

2) в коренной Волге, на стрежени, с половины июня до августа, на глубине 9—13 м.

По всем вероятиям, озимая севрюга нерестится в полоях раньше, а яровая в коренной Волге — позже. Надо думать, что яровая севрюга нерестится ниже по течению Волги, а озимая — выше. Все эти предположения нуждаются в проверке, но они основаны на данных, известных для куринской севрюги.

В Куру севрюга тоже входит дважды — весною и осенью. Осенний ход, хотя и гораздо менее интенсивный, чем весенний, все же выражен гораздо резче, чем на Волге: в низовьях Куры в настоящее время в октябре берут не менее 10% от годового вылова севрюги (тогда как в мае 40%). В первой половине XIX столетия осенний ход севрюги в Куру был еще более интенсивен, чем ныне (хотя все же значительно слабее весеннего), как это видно из нижеприводимых

[1] Берг, 1911, стр. 302.

среднх, вычисленных по данным Бэра и Данилевского (1863) за 26 лет (1829—1845 и 1847—1855), по старому стилю, и относящихся к низовьям Куры (б. Божий промысел):

	Я	Ф	М	А	М	И	
штук . . .	613	398	26240	52030	18590	5471	
%	0.3	0.2	16.1	**31.9**	11.4	3.2	
	И	А	С	О	Н	Д	год
штук . . .	1288	3644	21613	26468	7551	330	156614
%	0.5	2.0	13.3	**16.3**	4.6	0.2	100

Относительно куринской севрюги А. Н. Державин (1922, стр. 105) пишет: «в то время как одни осенние самки обладают развитыми яичниками и приготовились метать икру в настоящем нерестовом сезоне, другие особи обнаруживают относительно низкий показатель зрелости; нет сомнения, что их мелкие яйца могли бы дозреть только в следующую весну». В Мингечауре (среднее течение Куры), где расположены главнейшие нерестилища куринской севрюги, можно видеть в августе севрюг с двумя стадиями зрелости половых продуктов: одни будут метать икру в очень скором времени, а другие только в следующем году; поздней осенью тут встречаются только такие севрюги, которые будут метать икру следующей весной (Державин, стр. 106).

Период нереста севрюги на Куре растягивается с середины апреля по середину сентября, а у отдельных особей — даже по середину октября н. ст. (Державин, стр. 163).

Я предполагаю, что куринская яровая севрюга мечет летом, озимая же весною. На это есть некоторые намеки у А. Н. Державина, по данным которого (стр. 163) весной мечут зимующие в Куре севрюги; нерест их длится недолго, до середины мая, так как, говорит Державин, интенсивный лов в нижнем течении Куры препятствует подходу новых производителей. Но причина, надо думать, не в этом, а в особенностях биологии озимой севрюги. Яровая севрюга начинает метать икру через месяц после озимой, с середины июня; в Мингечауре массовый нерест ее в июле.

Подобным образом и яровые хлеба созревают после озимых.

Итак, главная масса севрюги в Урале, Волге и Куре принадлежит к яровой расе.

Осетр

Биология осетра (*Acipenser güldenstädti*) более сложна. С первого взгляда может показаться, что у волжского осетра имеется только одна озимая раса. В самом деле, нерест этой рыбы происходит на средней Волге в мае. Ход же в дельту Волги из Каспия начинается после хода севрюги, в начале июня. Таким образом, вошедший в мае осетр будет метать икру лишь в будущем году,

перезимовав в реке. Это хорошо известно на средней Волге; так, на плесе между Камышиным и Саратовом главный ход осетра — в первой половине лета, а нерест происходит здесь с первых чисел мая; очевидно, нерестующий осетр — это тот, который пришел сюда в прошлом году. Таким образом, в Волге имеется, без сомнения, озимый осетр.

Однако, данные приводимые А. Н. Державиным (1913, стр. 15), показывают, что первый подъем осетра в дельте Волги (поселок Оля) отмечен наблюдательным пунктом Астраханской ихтиологической станции еще 23 марта нов. ст.; так как наблюдений в зимнее время не производилось, то можно с полным основанием, по аналогии с Курой (о чем см. ниже), предполагать, что первые подъемы наблюдаются в начале марта.

Сказанное подтверждается данными Гримма (1893) относительно уловов осетра в дельте Волги и перед устьями ее. Среднее месячное число штук осетров за 1879—1892 годы, по старому стилю, таково:

	штук	%		штук	%
Я	13	0.1	И	2136	12.7
Ф	12	0.1	А	1024	6.0
М	324	1.9	С	515	3.0
А	4123	24.5	О	246	1.5
М	4829	**28.7**	Н	77	0.5
И	3518	20.9	Д	19	0.1

Так как, по наблюдениям А. В. Подлесного (1930), оказывается, что осетр мечет икру и в низовьях Волги, начиная от Владимировки (близ Енотаевска), то, очевидно, яровой осетр, вошедший в Волгу ранней весной, имеет достаточно времени, чтобы поспеть в том же году к нерестилищам.

Еще Гриммом (1896, стр. 80) отмечено, что в дельте Волги «осетр зимнего хода по март включительно идет на нерестилища, летнего же хода идет выше и нерестится весной следующего года».

Следовательно, и у волжского осетра есть, как и у севрюги, две расы — озимая и яровая, но только у волжского осетра, в отличие от севрюги, *преобладает озимая раса.*

Вышесказанное подтверждается биологией осетра в Урале. По наблюдениям Н. Северцова (1863), осетр начинает входить в Урал из Каспия в середине апреля (н. ст.), вслед за белугей и шипом, почти одновременно с севрюгой или немного раньше ее. Это, очевидно, яровой осетр. В дельте Урала у Гурьева наблюдался нерест осетра *в середине мая.* Это, надо думать, нерест ярового осетра. — Более интенсивный ход осетра в Урал начинается с конца мая; хотя и в ослабленном виде, подъем продолжается до конца лета. Этот, озимый, осетр залегает на зиму на ямы в Урале, между поселком Каленовским (что между Гурьевом и Уральском) и Уральском. Весною он подымается выше и выметы-

вает икру в районе Уральска *в конце апреля или начале мая*. Таким образом, озимый осетр подымается выше по реке и, подобно озимой севрюге, мечет икру раньше яровой расы.

Как и в Волге, в Урале преобладает озимая раса осетра.

Иначе обстоит дело в Куре. По данным Бэра и Данилевского (1863), ход осетра в низовьях Куры (б. Божий промысел) за 1829—1855 годы представляется, в среднем, в следующем виде (стиль старый):

	Я	Ф	М	А	М	И	
штук . . .	44	302	3864	4536	1290	1101	
%	0.1	1.4	23.2	27.1	7.7	6.3	
	И	А	С	О	Н	Д	год.
штук . . .	694	1366	1733	1801	505	58	16 154
%	2.8	7.2	10.3	10.8	2.9	0.2	100

Здесь массовый ход осетра наблюдается во второй половине апреля нов. ст., массовый нерест *в конце июля и в августе*. Однако, часть осетра, входящая в Куру с конца мая и в летне-осенние месяцы, имеет, по данным В. Н. Беляева (1933, стр. 72), половые продукты в стадии III, т. е. далекой от зрелости;[1] эти осетры перезимовывают в Куре и мечут икру на следующий год, причем «нерест, повидимому этой части осетра, приурочивается *ко второй половине апреля—маю месяцам*». Таким образом, и куринский озимый осетр, подобно куринской озимой севрюге и уральскому озимому осетру, мечет икру раньше ярового.

Стало быть, сравнение биологии куринского и волго-уральского осетра показывает нам, что в северном Каспие преобладает озимый осетр, а в южном яровой. И биометрически южного осетра, по данным В. Н. Беляева, можно выделить в особую форму, подвид *Acipenser güldenstädti persicus* Borodin (см. Берг, 1933, стр. 836).

В Днепре тоже преобладает яровой осетр над озимым.

Белуга

Совершенно аналогичен образ жизни белуги (*Huso huso*). В Урал яровая белуга начинает входить с половины марта; эта белуга мечет икру в дельте Урала в середине мая. Белуга, вошедшая в Урал в конце весны и в начале лета, а также осенью, принадлежит к озимой расе; она залегает в реке на ятови на зиму, затем весной подымается, идет вверх по Уралу и выметывает икру в начале мая. По количеству, в дельте Волги преобладает озимая белуга, разгар хода которой приходится на сентябрь—ноябрь.

[1] Половые продукты, вполне готовые для оплодотворения, обозначаются как стадия V.

В северном Каспие, преимущественно перед устьями Волги и в дельте этой реки, средние месячные уловы белуги в среднем за 1879—1892 гг., по старому стилю, по данным Гримма (1893), таковы в штуках:

	штук	%		штук	%
Я	85	1.2	И	283	3.9
Ф . . .	158	2.2	А	919	12.7
М	834	11.5	С	1577	21.8
А	554	7.7	О	1227	16.9
М . . .	317	4.4	Н	732	10.1
И	334	4.6	Д	217	3.0
			Год	7239	100

В Куре, где белуга ныне ловится единицами, наиболее часто попадается, по данным Азербайджанской станции, яровая; однако 75—100 лет тому назад преобладала, как и в устьях Волги, озимая. Об этом можно судить по прекрасной статистике куринского рыболовства, собранной в свое время Бэром и Данилевским и уже упоминавшейся нами выше. В низовьях Куры, на б. Божьем промысле, за годы 1829—1845, 1847—1855, вылавливалось белуги, в среднем, по старому стилю:

	Я	Ф	М	А	М	И	
штук	64	71	129	23	3	0.5	
%	4.7	5.4	12.4	2.2	0.3	0.1	
	И	А	С	О	Н	Д	Год
штук	0.7	32	146	297	220	105	1004
%	0.1	2.0	14.0	28.6	21.0	9.0	100

Шип

Шип (*Acipenser nudiventris*) входит в Куру дважды, весной и осенью. Весенний ход достигает максимума в марте, осенний — в октябре—ноябре по новому стилю. У Бэра и Данилевского (1863) мы заимствуем следующие данные, относящиеся к уловам шипа в низовьях Куры (на б. Божьем промысле) за годы 1841—1855, по старому стилю:

	Я	Ф	М	А	М	И	И
штук	251	988	3578	847	116	26	11
%	2.0	8.1	31.6	7.5	1.0	0.1	0.02
	А	С	О	Н	Д	Год	
штук	86	1093	2776	1741	244	10 502	
%	0.4	9.0	22.7	15.4	2.2	100	

Так как нерест шипа приходится в Куре на конец апреля—май, то, очевидно, здесь есть те же две расы, что и у других осетровых. Преобладает в Куре яровой шип. Между тем, в бассейне Аральского моря существует только озимый шип (Берг, 1911).

Итак, у всех проходных осетровых имеются две хорошо выраженные расы — яровая и озимая, из которых преобладает то одна, то другая; изредка одна из рас может совсем исчезать — как у аральского шипа.

Стерлядь

Стерлядь (*Acipenser ruthenus*) это жилая рыба, никогда не уходящая в море. Однако, в предустьевом пространстве Волги (а также в области дельт Дуная, Днепра и др. черноморских рек) есть полупроходная стерлядь, которая входит в дельту Волги дважды: весною, вместе с севрюгою, и затем осенью; весенняя (яровая) стерлядь подымается выше дельты для нереста; осенняя же (озимая) залегает на ямы на взморье, перед самыми устьями Волги, а также в самых устьях и в нижней части дельты (В. Е. Яковлев, 1870; см. Берг, 1911, стр. 217). Где нерестится озимая полупроходная стерлядь, неизвестно (вообще, в Волге нерестилища стерляди констатированы не ниже Черного Яра, 400 км от устья, но, возможно, что они имеются и гораздо ниже; см. Чугунов, 1928, стр. 101).

Относительно жилой стерляди в бассейне Волги нет прямых наблюдений под наличием у нее сезонных рас, но косвенные данные говорят как будто за то, что таковые расы имеются. Так, на р. Вятке у Малмыжа рыбаки различают весною, во время хода стерляди, две группы стерлядей: одни начинают итти сейчас же после ледохода, придерживаясь берега; у этих стерлядей половые продукты, даже у крупных, далеки от зрелости; так, у одной стерляди, длиною 62 см, добытой 8 июня 1929 г., икра оказалась в стадии II—III; без сомнения, эта стерлядь должна была метать икру в следующем, 1930 году. Это, очевидно, озимая стерлядь. Другие, идущие весною по стрежени, имеют зрелую икру и молоки; это, очевидно, яровые стерляди; их нерест отмечен у Малмыжа на главном фарватере в 1930 г. 23—28 мая (Лукаш, 1933, стр. 31—32).

Миноговые

В реки, впадающие в Балтийское море и его заливы, в частности — в Неву, минога (*Lampetra fluviatilis*) входит два раза — осенью и весной. Осенью в Неве наблюдается массовый ход миноги из Финского залива; она зимует в реке, чтобы в первой половине июня (иногда в конце мая) выметать икру. Осенний ход начинается в заметных размерах в августе, разгар хода приходится на сентябрь, октябрь, ноябрь, отдельные же экземпляры озимой миноги начинают входить еще в первой декаде июня (Иванова-Берг, 1932). Весною минога снова подходит к дельте Невы, на этот раз уже с хорошо развитыми половыми продуктами; она мечет икру в тот же сезон.

Повидимому, и здесь мы имеем дело с двумя расами, озимой и яровой.

Любопытно, что в Тибре ход миноги сильно запаздывает (как и у каспийского лосося в Куре): он продолжается в устье реки с декабря по апрель.

Карповые

Как известно, проходные карповые, напр. вобла, лещ и др., подходят к дельтам Волги и Урала дважды — весною и осенью. По моему предположению, требующему проверки, эти подходы связаны с наличием двух рас — яровой и озимой. Остановимся на вобле.

К дельте Волги вобла (*Rutilus rutilus caspicus*) из северной части Каспия подходит два раза: весною, когда она мечет икру, и осенью, имея в виду нерест в следующем году. Осенью входит крупная вобла, весною — более мелкая. Осенний ход, по данным Терещенко (1913, стр. 7), начинается с июня и продолжается до поздней осени, достигая максимума в октябре. «Незадолго до вскрытия реки от льда наиболее крупные экземпляры тех рыб, которые зимуют в реке или же перед устьями Волги, снимаются с ям и уходят вверх». Главный же ход воблы начинается через 2—3 недели по вскрытии реки и приходится на время с середины апреля по май. Половой состав осенней и весенней воблы различен: осенью самцов очень мало, весной их в среднем 47%, в отдельных случаях до 70% (стр. 16). Аналогичные соотношения полов известны и для осенней и летней семги: у осенней преобладают самки, у летней — самцы. Размеры осенней воблы, как мы говорили, крупнее:

	год вывода		весна 1912	осень 1912
3-летки	1909	самка	131 мм	197 мм
3- »	»	самец	122	179
4- »	1908	самка	191	216
4- »	»	самец	160	190

Состояние половых продуктов у осенней воблы, естественно, гораздо менее развитое, чем у весенней.

Как высоко подымается вверх весенняя вобла и как высоко осенняя, неизвестно. Повидимому, весенний ход осенней воблы начинается раньше и икру она мечет раньше, чем весенняя раса.

Каспийско-волжский лещ (*Abramis brama*) приваливает к дельте Волги три раза — весной, летом и осенью. В отличие от воблы, максимальный ход у леща наблюдается осенью — в сентябре, октябре и ноябре (Терещенко, 1917). С интересующей нас стороны биология каспийско-волжского леща не изучена, но, повидимому, и у него имеются сезонные расы. По крайней мере, А. Н. Державин (1913, стр. 33) изображает ход леща в дельте Волги в 1911 году следующим образом: вслед за подледной (т. е. осенней) воблой и судаком на лицевых участках дельты пошел сначала ямный лещ, залегший еще с осени

в предустьевом пространстве и в ямах низовьев рукавов; затем появились громадные косяки леща, двигавшегося из моря, т. е. леща весенней расы. На промысле Оля (дельта Волги) главный ход ямного (осеннего) леща был 21 и 22 марта н. ст., а главный ход весеннего (шедшего с моря) 22 и 23 апреля.

В Куру лещ входит зимою, в декабре—феврале; разгар хода в январе (Беляев, 1932).

Подобным образом ведет себя и сазан (*Cyprinus carpio*) в дельте Волги. Он подходит сюда дважды, весной и осенью. Осенний, или ямный сазан, подобно осеннему лещу, весною подымается вверх по реке раньше весеннего или «морского» (Державин). И в другие реки сазан подымается дважды — весною и осенью.

Вырезуб, *Rutilus frisii* (Nordm.) входит из Днепровско-бугского лимана дважды, весной и осенью; весенний ход продолжается с марта по конец апреля; нерест в Буге в районе порогов с конца апреля по первую половину мая. *Осенний, более сильный ход* начинается в устье Буга со второй половины августа (и даже раньше), максимум хода приходится на август—сентябрь; в устье Днепра ход начинается с октября, достигает разгара в ноябре и длится в обеих реках до замерзания (вторая половина декабря). Ходовой вырезуб в Днепре, как весною, так и осенью, далек от половой зрелости; как икра, так и молоки находятся в стадии II (И. Сыроватский, 1929, стр. 151, 153); между тем в Буге осенью ходовой вырезуб имеет стадию III, а под конец III—IV, весною же до середины мая IV и IV—V, а с середины мая попадаются вырезубы как в стадии V, так и в стадии II (Н. Сыроватская, 1933, стр. 43), т. е. одновременно и яровые и озимые. Эти последние проведут в реке целый год.

В Каспийском море *Rutilus frisii* представлен подвидом *R. frisii kutum* (Kam.). В отличие от вырезуба, у кутума максимальный ход бывает не осенью, а *весною*, хотя и у него выражены обе расы. Уловы в р. Кумбашинке (южн. часть Каспия, район Ленкорани) в тыс. штук в среднем за 1925—1929 гг. таковы (Беляев, 1932):

I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	XI	XII	Год
1.0	7.4	113.4	160.0	—	—	—	—	—	—	0.9	0.5	283.2

Нерестовый ход достигает максимума со второй половины марта по середину апреля; нерест с конца марта по конец апреля.

Третьей формой *R. frisii* является subsp. *meidingeri* (Heckel), который водится в озерах бассейна Дуная (Traun-, Atter-, Mond-, и Chiemsee) и носит здесь название Frauenfisch или Perlfisch. Он никогда не уходит в море, проводя всю жизнь в озере; только для нереста входит в реки в первой половине мая; в другое время года в реках не встречается. Сезонных рас, очевидно, не образует.

Аральский усач, *Barbus brachycephalus* Kessler, входит в Аму-дарью в главной своей массе в июне—сентябре, имея половые органы в стадии развития II—III (М. И. Маркун, 1933, стр. 26, 32). Это, очевидно, озимый усач, который будет нерестовать в Аму-дарье весною следующего года; ход озимого начинается еще в мае и заканчивается в октябре—ноябре. Но, кроме того, есть весенний ход, гораздо менее интенсивный; он начинается с середины марта; 7 мая 1930 г. на Муйнаке (море близь устья Аму-дарьи) М. И. Маркуну попался усач с икрой не ниже IV стадии зрелости (стр. 32); эта самка, которая, несомненно, будет метать икру в том же сезоне, принадлежит к яровой расе.

Повидимому, есть озимая и яровая расы и у куринской шемаи (*Chalcalburnus chalcoides*). Рыба эта входит из Каспийского моря в Куру с октября по апрель; разгар хода в декабре и январе (Беляев, 1932). Подымается очень высоко, до Арагвы, где у Ананура отмечена в апреле и мае (старого стиля). Нерест весной, но когда и где именно, для Куры неизвестно (в Тереке около середины мая).

Чехонь (*Pelecus cultratus*) тоже образует сезонные расы: в Дон она подымается из Таганрогского залива дважды: весною бывает слабый ход на нерестилища (нерест с первых чисел мая и до середины июня); летне-осенний ход, гораздо более сильный, начинается с июля и длится почти до ледостава (В. Н. Тихонов, 1928).

Замечательны расы иссыккульского османа, *Diptychus dybowskii*. Эта рыба, из семейства карповых, свойственная водам центральной Азии, удивительным образом имитирует лососевых, отсутствующих там, где водится *D. dybowskii*. У самцов османа в период нереста спинной плавник удлиняется, несколько напоминая соответственное явление у хариуса. Икра у османа крупная, как у лососевых, числом 5—25 тысяч, и развивается медленно. И образ жизни этих рыб напоминает то, что наблюдается у лососей: есть две расы османа, летняя и зимняя: летний осман мельче, ловится летом, мечет икру во второй половине июня и в июле, для чего входит в низовья рек. Зимний осман крупнее, ловится зимою и весною: по данным нашей экспедиции 1930 года (М. И. Федорова), он метал икру в этом году в первой половине апреля; по словам рыбаков, икрометание его происходит в самом озере, у берегов, и начинается еще в феврале.

Окуневые

Судак (*Lucioperca lucioperca*), входящий в реки Черного, Азовского, Каспийского, Аральского морей, имеет тоже два хода — весенний и осенний, связанные, повидимому, с наличием двух рас, яровой и озимой. В дельте Волги ямный (т. е. озимый) судак идет весною раньше весеннего (ярового), как это нам известно и для ямной воблы, леща, сазана.

По данным В. В. Петрова (1934), осенний ход судака в р. Урале начинается в конце июля, начале августа; разгар приходится во вторую половину октября, а в конце ноября, с началом ледостава, ход прекращается. Нерестилища озимого судака расположены высоко, не ниже Уральска. Весенний ход, гораздо менее значительный, начинается вскоре после вскрытия Урала; в 1931 г. массовый весенний ход в дельте кончился около 1 мая, но единичные особи попадались до начала июня; по всем вероятиям, этот, яровой, судак нерестится недалеко от дельты; он подымается вверх лишь до района Редута или Яманки.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Итак, яровые и озимые расы у самых разнообразных групп рыб, рассмотренных нами, обнаруживают ряд общих черт:

1. Озимые самое холодное время года проводят или в самой реке или перед самыми устьями реки, тогда как яровые входят в реку при более высокой температуре воды.

2. В течение самого холодного времени года озимые проходят стадию вегетативного покоя, когда они или ничего не едят или едят очень мало; многие залегают на зимовку в ямы (на «ятови»); у яровых стадия вегетативного покоя, если она есть, гораздо короче, и залегания на зимовку в ямы у них не наблюдается.

3. Яровые мечут икру в том же вегетационном сезоне, когда они подошли к устьям реки, озимые же — в следующем или во всяком случае через значительный промежуток времени.

4. Озимые мечут икру обычно раньше яровых (т. е., созревают, в данном году, раньше яровых).

5. Озимые подымаются вверх по рекам обычно выше яровых.

6. Озимые обычно крупнее яровых.

7. Озимые обычно плодовитее яровых.

Аналогия с яровыми и озимыми расами у хлебов замечательна. Озимые хлеба тоже должны в течение известного промежутка вегетативного покоя, более длительного, чем у яровых, подвергнуться влиянию холода; они раньше созревают, дают более крупное зерно и более высокие урожаи, чем яровые.

Обращаясь к причинам, какие могли вызвать появление у рыб яровых и озимых рас, мы должны сказать, что об этом ничего не известно, ибо вопрос об упомянутых расах в таком масштабе, как он сделан в этой статье, вообще в литературе подымается впервые.

Но можно высказать некоторые предположения, основанные на аналогиях с яровыми и озимыми хлебами. Озимыми сортами называют такие, которые при весеннем посеве не колосятся в том же вегетационном периоде. Их тронувшиеся в рост семена или молодые растеньица требуют воздействия на них, в течение

известного промежутка времени, низкой температуры; только будучи предварительно подвергнуты действию холода, они могут колоситься. Напротив, яровые, будучи высеяны весною, колосятся в то же лето.[1]

Аналогичным образом, и озимые расы рыб требуют для созревания икры и молок пребывания в более или менее холодной речной воде в течение нескольких месяцев. Яровые расы не нуждаются в этом или, во всяком случае, нуждаются в пребывании не в такой холодной речной воде.

Различие между яровыми и озимыми расами у рыб имеет большое значение для рыбного хозяйства, в частности — для рыбоводства. В качестве примера приведем нашего северного лосося, или семгу. Как правило, здесь озимый лосось в общем заметно крупнее и потому ценнее ярового. Но он в низовьях рек не ловится с зрелыми половыми продуктами, и потому производителей его приходится или добывать в верховьях, что весьма затруднительно, а часто и невозможно, или выдерживать в низовьях в садках, что в течение долгого промежутка времени тоже очень трудно.

Поэтому возможность перевести озимую расу рыбы в яровую представляла бы большой практический интерес. Как мы видели, в природе переход одной расы в другую не происходит; по крайней мере, убедительных доказательств такого перехода не представлено. Но, *надо думать, экспериментальным путем такой переход удастся осуществить*. Надежду на это дает нам аналогия с яровыми и озимыми расами у хлебов. «Не все озимые сорта хлебов в одинаковой степени озимые, и не все яровые сорта в одинаковой степени яровые», говорит Лысенко (1932, стр. 10). Некоторые яровые пшеницы, колосившиеся при весеннем посеве в то же лето в Одессе и в Харькове, будучи посеяны на северном Кавказе, не колосились, т. е. вели себя как озимые. С другой стороны, если выдержать проросшие семена озимой пшеницы некоторое время в холоде, то такая пшеница ведет себя как яровая (Лысенко, 1932). Известны случаи, когда озимая пшеница, будучи высеяна весной *очень рано,* колосилась в то же лето; но при этом она, очевидно, достаточное время подвергалась воздействию холода, так что, в сущности, оставалась озимой.

Вообще не следует думать, чтобы различие между яровыми и озимыми расами проходных рыб представляло собою нечто, в пределах нашего опыта, весьма устойчивое. Даже то обстоятельство, является ли данный вид или форма проходной или оседлой, и это — признак, легко подвергающийся изменениям. Так, сазан в дельте Волги является проходной или, точнее, полупроходной рыбой (он в соленую воду, как правило, не уходит, придерживаясь опресненных частей перед устьями Волги), но выше дельты живет свой оседлый сазан, не предпринимающий миграций в предустьевое пространство и, повидимому, не имеющий

[1] Однако, почти все яровые пшеницы можно высевать и с осени, и они, если не вымерзнут, следующим летом колосятся.

сезонных рас. *Barbus brachycephalus* в Аральском море является типичной проходной рыбой, но в реке Чу, которая по своей фауне принадлежит к бассейну Аральского моря, но ныне не доходит до Сыр-дарьи, тот же усач ведет оседлый образ жизни. Лосось, *Salmo salar* — типичная проходная рыба — в больших озерах сев. Европы (Ладожское, Онежское, Венер и др.) образует форму, никогда не уходящую в море, а совершающую миграции в пределах данного озера: для нереста этот лосось входит из озера в реки, впадающие в него, а затем возвращается в озеро. А для южной Норвегии описан карликовый лосось, который способен метать икру в самом озере, не поднимаясь в реки. Мало того, лосось, *Salmo salar*, может размножаться даже в прудах, как это наблюдалось в Англии и недавно в Дании, никогда не уходя ни в море, ни в крупные озера.[1] Наконец, самцы лосося (но не самки) могут становиться половозрелыми, не уходя в море, и в реках отмечены половозрелые молочники длиной 10 — 20 см. Проходная рыба кумжа (*Salmo trutta*) дает начало в реках оседлой, чисто пресноводной форме — форели (*Salmo trutta* m. *fario*). То же известно относительно тихоокеанских рыб — мальмы (*Salvelinus malma*), нерки (*Oncorhynchus nerka*) и др. Проходная минога *Lampe'ra fluviatilis* дает начало ручьевой миноге *L. planeri*, никогда не уходящей в соленую воду.

Словом, рыбы весьма пластичны в биологическом отношении по отношению к признаку, проходные они или нет. Но сезонные расы дифференцируются, надо думать, уже после того, как рыба стала проходной (это положение требует проверки!),[2] а потому вполне естественно предположение, что яровые и озимые расы могут оказаться и у рыб, как и у злаков, не стойкими.[3]

ЛИТЕРАТУРА

Алеев, В. Результат мечения семги на реке Зимней Золотице в 1924 г. Бюлл. рыбн. хоз., 1925, № 10, стр. 36.

Беляев, В. Н. Материалы по каспийско-куринскому рыбному хозяйству. Труды Азербайдж. рыбохоз. стан.. III, вып. 3, Баку, 1932.

Беляев, В. Н. Осетр. Бюлл. Всекасп. рыбохоз. эксп., № 5—6 (1932), Баку, 1933.

Берг, Л. С. Фауна России. Рыбы, I, 1911, изд. Акад. Наук.

Берг, Л. С. Рыбы пресных вод СССР, I, 1932; II, 1933.

[Бэр и Данилевский]. Исследования о состоянии рыболовства в России, V, Статистика каспийского рыболовства. СПб. 1863, VII + 72 + 150 стр.

Гримм, О. А. Касцийско-волжское рыболовство. СПб. 1896, 154 стр.

Гримм, О. А. Взгляд на годовые и месячные уловы красной рыбы. Вестник рыбопр., 1893, стр. 377—394.

[1] На это мы обращали внимание в «Природе», 1933, № 12, стр. 69.

[2] Возможно, что и у жилых (не проходных), чисто пресноводных рыб тоже имеются сезонные расы. По крайней мере, многие речные рыбы, напр., стерлядь и др., весною подымаются для нереста вверх по течению.

[3] О превращении озимой ржи в яровую под влиянием непрерывного 24-часового освещения в течение всего лета см. в любопытной статье Чайлахяна (1933): озимая рожь, будучи в Ленинграде освещаема светом непрерывно в течение 64 дней со дня появления всходов, вышла в трубку, т. е. вела себя как яровая.

Державин, А. Н. Материалы по ходу рыб в дельте р. Волги в 1910 году. Труды Ихт. лаб., II, вып. 3, Астрахань, 1913.

Державин, А. Н. Севрюга (Acipenser stellatus Pallas), биологический очерк. Изв. Бакин. ихт. лаб., I, Баку, 1922.

Державин, А. Н. Волжский лосось. Доклад в Инст. озерн. и речн. рыбн. хоз. 16 января 1934 г. Печатается в «Природе», 1934.

Иванова-Берг, М. М. Дальнейшие наблюдения над промыслом и биологией невской миноги. Изв. Инст. озерн. и речн. рыб. хоз., XIV, 1932.

Calderwood, W. L. Salmon and sea trout. London, 1930, Arnold.

Кучина, Е. С. Семга р. Сояны, ее биология и промысел. Рукопись 1933 г. (Инст. озерн. и речн. рыбн. хоз.).

Лукаш, Б. С. Рыбы нижнего течения р. Вятки. Труды Вят. научно-исслед. инст. краевед., VI, Вятка, 1933, стр. 5—110.

Лысенко, Т. Д. Яровизация[1] сельскохозяйственных растений. Бюллетень яровизации, № 1, Одесса, янв. 1932, стр. 14—29, изд. Укр. инст. селекции.

Лысенко, Т. Д. Основные результаты работ по яровизации[1] сельскохозяйственных растений. Там же, № 4, дек. 1932, стр. 1—59.

Маркун, М. И. Аральский усач, его систематика и биология. Труды Аральского отд. Института морск. рыб. хоз., II, 1933, стр. 3—45.

Menzies, W. The salmon, its life story. Edinburgh and London, 1931, Blackwood.

Nall, G. H. The life of the sea trout especially in Scottish waters. London, 1930, Seeley.

Петров, В. В. Биология рыб р. Урала. Рукопись 1934 г. (Инст. озерн. и речн. рыбн. хоз.).

Подлесный, А. Проблема осетроводства в Урало-Волго-Каспийском районе. Бюлл. рыб. хоз., 1930, № 4, стр. 33—36.

Rich, W., and Holmes, H. Experiments in marking young chinook salmon on the Columbia R., 1916 to 1927. Bull. Bureau fisheries, XLIV (1928), 1929.

Северцов, Н. А. Жизнь красной рыбы в Уральских водах. Журн. мин. гос. имущ., 1863, т. 88, 84.

Солдатов, В. К. Исследование биологии лососевых Амура. СПб. 1912, изд. Деп. земл.

Сыроватская, Н. И. Вырезуб, Rutilus frisii (Nordmann). Праці Україн. філ. Озів.-Чорном. Інст. мор. риб. госп., VII, в. 1, 1933, 80 стр.

Сыроватский, И. Я. Рыболовство дельты реки Днепра. Труды Гос. ихт. опытн. стан. Херсон, IV, в. 2, 1929 (рыбы: стр. 98—165).

Терещенко, К. К. Вобла (Rutilus rutilus caspicus), ее рост и плодовитость. Тр. Астрахан. ихтиол. лабор., III, вып. 2, 1913.

Терещенко, К. К. Лещ (Abramis brama) Каспийско-волжского района, его промысел и биология. Там же, IV, вып. 2, 1917.

Тихий, М. И. Влияние Волгостроя на проходных рыб р. Волги. Изв. Инст. озер. и реч. рыб. хозяйства, XVII, 1933, стр. 99—122.

Тихонов, В. Н. Чехонь бассейна Азовского моря. Труды Азов.-черном. эксп., вып. 3, М. 1928, стр. 5—77.

Тюрин, П. В. Окунь оз. Чаны. Рукопись 1933 г. Печатается в докладах Академии Наук СССР, 1934.

Чайлахян, М. Х. Яровизация растений светом. Доклады Акад. Наук СССР, 1933, № 5, стр. 224—227.

Чугунов, Н. Л. Биология молоди промысловых рыб Волго-Каспийского района. Труды Астрахан. научн. рыбохоз. стан., VI, вып. 4, 1928, 282 + 49 стр.

LEO S. BERG. SUMMER AND WINTER RACES IN ANADROMOUS FISHES

SUMMARY

The author states that among many anadromous fishes — Salmonidae, Acipenseridae, Cyprinidae, Percidae, Petromyzonidae — there occur summer and winter races, analogous to those known in crops.

[1] Правильный термин был бы не яровизация, а *эстивализация* (лат. aestivalisatio). *Л. Б.*

ИЗВЕСТИЯ АКАДЕМИИ НАУК СССР. 1934
BULLETIN DE L'ACADÉMIE DES SCIENCES DE L'URSS

Classe des sciences mathématiques et naturelles

Отделение математических и естественных наук

КОЛИЧЕСТВЕННОЕ ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНОЕ ИССЛЕДОВАНИЕ СЕЧЕНОВСКОГО УГНЕТЕНИЯ РЕФЛЕКСОВ

П. П. ПАВЛОВА

(*Представлено академиком* П. П. Лазаревым)

ВВЕДЕНИЕ

Настоящая работа является дальнейшим развитием моей работы по тому же вопросу, совместной с академиком П. П. Лазаревым.[1]

В указанной статье был разобран вопрос о количественных соотношениях при торможении рефлексов, получаемом при действии переменного электрического тока на лапки и головной мозг лягушки, оперированной по Сеченову (с перерезкой мозга по линии Thalami optici). При этом был дан теоретический вывод зависимости между напряжением тока (V_2), вызывающим рефлекс отдергивания лапок, и напряжением тока (V_1), приложенным к разрезу мозга и минимально достаточным для подавления указанного рефлекса.

В результате этого вывода была получена формула[1]

$$V_2 = a + b\,V_1 \quad (1)$$

показывающая, что между напряжением тока, приложенным к мозгу (V_1) и напряжением тока, действующим на лапки (V_2), должна существовать простая прямолинейная зависимость (a и b — постоянные коэффициенты).

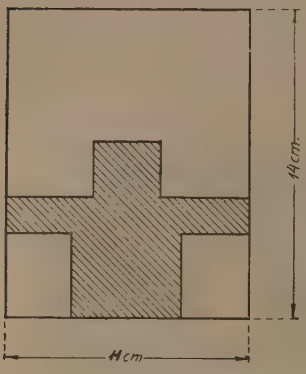
При опытах, поставленных для проверки теоретического вывода, была также найдена прямолинейная зависимость между указанными величинами, что служило подтверждением теории явления.

Однако, указанные опыты носили предварительный характер. В виду принципиальной важности поставленного вопроса для целого ряда последующих выводов, было признано необходимым провести новые опыты с более точной методикой.

[1] См. П. Лазарев и П. Павлов. Количественное исследование Сеченовского угнетения рефлексов. Журнал прикл. физики, т. VII, вып. 1, 1930, стр. 123.

МЕТОД И ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНАЯ УСТАНОВКА

Для опытов служили возможно более крупные экземпляры лягушек (Rana temporaria), содержавшиеся в террариуме. При этом для чистовых наблюдений были применены свежие лягушки, пойманные осенью 1933 года.



Фиг. 1. Пробковая пластинка.

Лягушки оперировались по Сеченову:[1] вскрывалась черепная коробка, перерезался скальпелем мозг по линии Thalami optici и удалялась вся впереди лежащая часть его. Оперированная лягушка помещалась на два часа в банку с налитым на дно ее Рингеровским раствором и затем уже подвергалась опытам.

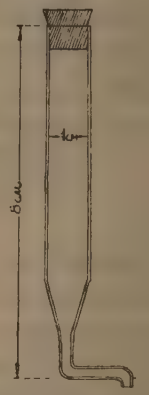
Для опытов лягушка помещалась, брюшной стороной вниз, на пробковой пластинке, размером 11 × 14 × 2 см с углублениями, служившими для помещения передних лапок, туловища и головы, (см. фиг. 1).

Со спинной стороны лягушка покрывалась куском картона, прикалывавшимся булавками к краям пробковой пластинки и удерживавшим лягушку в неподвижности.

В верхней части картона прорезалось отверстие размером 2 × 1.5 см, открывавшее доступ к мозгу лягушки.

Пробковая пластинка с лягушкой укреплялась на штативе в вертикальном положении, так что задние лапки лягушки свешивались свободно вниз.

Задние лапки лягушки погружались в Рингеровский раствор, налитый в плоскопараллельную стеклянную кювету размером 13 × 6 × 6 см. На двух малых стенках кюветы, по концам ее продольной оси, помещались электроды из цинковой жести, погруженные в раствор, к которым подводился через ключ электрический ток от реостата (420 ом) с движком, приключенного, как потенциометр, к клеммам звонкового трансформатора «Гном», включенного в осветительную сеть. На реостате была наклеена миллиметровая шкала, по которой двигался движок его.



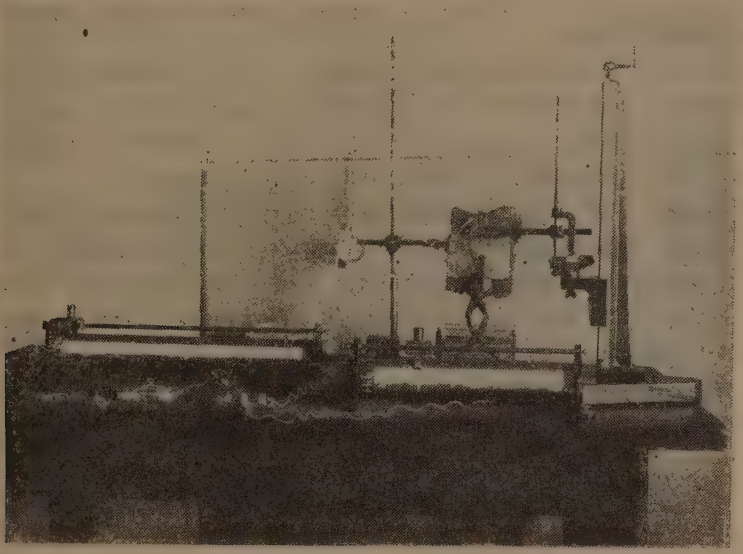
Фиг. 2. Трубочка-электрод.

Таким же образом подводился через ключ ток от другого реостата-потенциометра (175 ом), приключенного к другому такому же трансформатору, к электродам, раздражавшим мозг.

[1] См. И. М. Сеченов. Собрание сочинений, т. I, стр. 18.

Последние были устроены следующим образом. Один из них, индифферентный электрод, представлял собой цинковую пластинку 2.5 × 2.5 см, обмотанную несколькими слоями марли, обильно смоченной Рингеровским раствором.

Этот электрод был укреплен в соответствующем вырезе описанной пробковой пластинки, так что нижняя поверхность головы лягушки плотно прижималась к электроду.



Фиг. 3. Общий вид установки.

В качестве второго, дифферентного, электрода служила стеклянная трубочка с Рингеровским раствором, имевшая вид, показанный на фигуре 2 и заткнутая пробкой.

Трубочка, посредством погруженной в нее платиновой проволоки, включалась в цепь тока и помещалась на универсальном штативе Palmaer'a. Нижний изогнутый кончик трубочки подводился через упомянутый вырез в картоне так, чтобы отверстие трубочки приходилось над разрезом мозга. Капля раствора, свисавшая с него, прикасалась к разрезу мозга и обеспечивала контакт в цепи, устраняя в то же время механическое раздражение мозга.

При предварительных опытах применялась запись движения лапок на барабане кимографа. Однако, при этом было замечено, что защемление лапок для записи влияло на получавшийся рефлекс. В виду этого в дальнейшем экспериментатором просто отмечалось наличие или отсутствие рефлекса и измерялось по секундомеру время наступления рефлекса от момента замыкания ключа в цепи лапок.

Общий вид установки представлен на фиг. 3.

ПРОИЗВОДСТВО НАБЛЮДЕНИЙ

Опыты ставились следующим образом: сначала, при отсутствии раздражения мозга подыскивалось на реостате-потенциометре положение движка, вызывавшее, при замыкании ключа через 0.5—1 сек., рефлекс выдергивания лапок из раствора. Затем подыскивалось на втором реостате-потенциометре положение движка, дававшее раздражение мозга, минимально-достаточное для подавления рефлекса лапок.

Последнее производилось таким образом, что, при предварительно замкнутой в течение одной минуты цепи тока к мозгу, замыкался ключ в цепи лапок. При наступлении рефлекса спустя 15—25 секунд от момента замыкания этого ключа или при отсутствии его рефлекс считался подавленным.

После наблюденного торможения рефлекса размыкалась цепь мозга и для контроля вновь проверялся при том же положении движка потенциометра рефлекс лапок без раздражения мозга. Нормальный рефлекс возобновлялся обычно через 1—2 минуты после торможения. В случае, если рефлекс не наступал вновь в течение 5 минут, при повторных раздражениях лапок через одну минуту, данное наблюдение отбрасывалось и подыскивались новые значения на обоих потенциометрах, удовлетворявшие поставленным условиям.

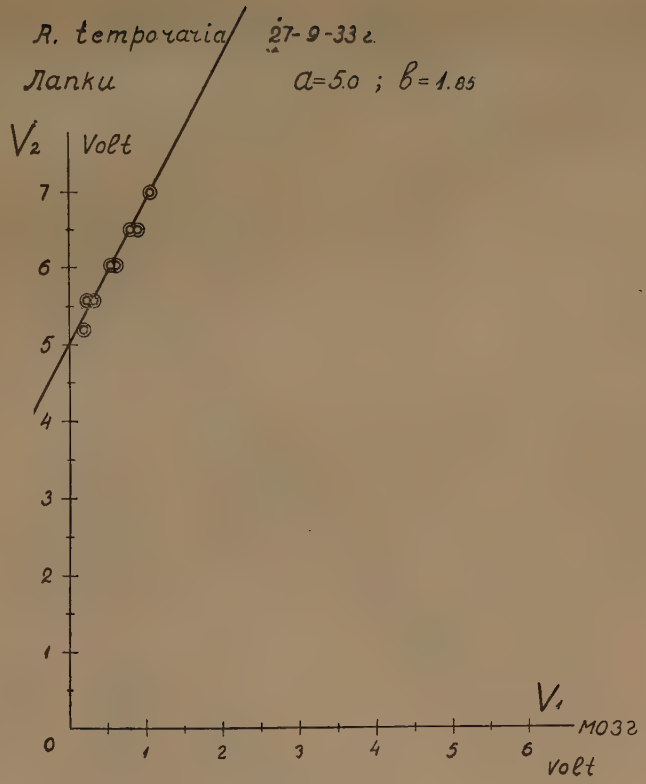
После вторичного появления рефлекса, вслед за происшедшим торможением его, вызывалось для контроля новое торможение его и новое его появление.

Для подсчетов использовались только наблюдения, удовлетворявшие этим условиям: дважды наблюдавшееся торможение рефлексов при том же положении движка на потенциометре лапок с контрольным рефлексом после каждого торможения.

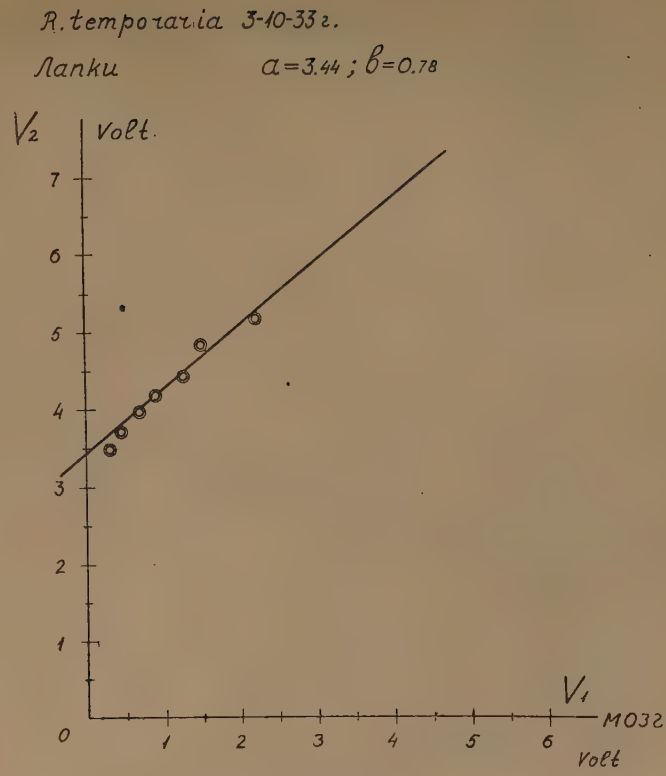
Наблюдения начинались от порожной величины напряжения тока для рефлекса лапок. Далее движок потенциометра передвигался вверх по миллиметровой шкале интервалами по 0.5 см, что соответствовало около 0.12 вольт.

Угасание рефлексов, отмеченное в нашей цитированной статье, было очень сильно выражено у весенних лягушек, служивших для предварительных опытов, которым оно сильно мешало. У свежих осенних лягушек, с которыми были получены приведенные здесь результаты, оно было незначительно.

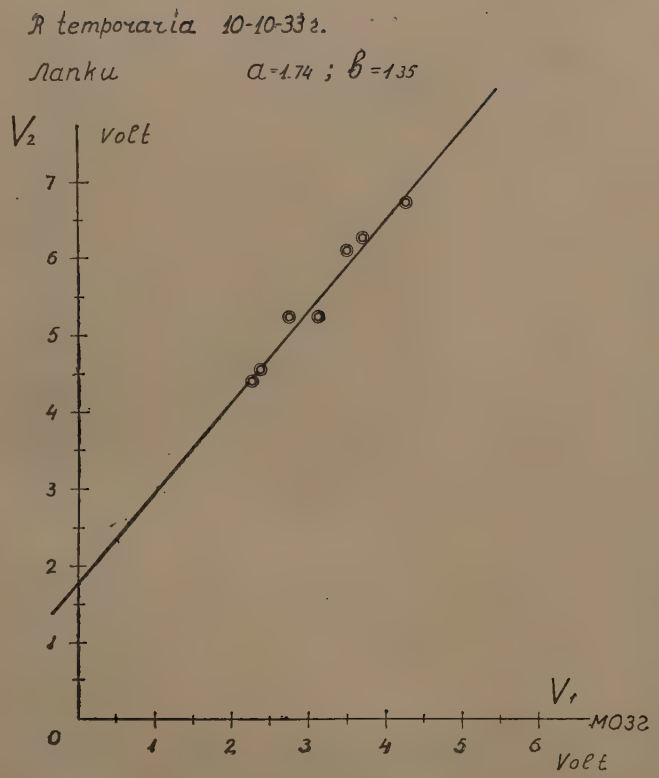
Каждый ряд наблюдений с данной лягушкой требовал около $1^1/_2$—2 часов. При этом осенние лягушки снимались с пробковой пластинки после опытов совершенно свежими и жизнедеятельными. Будучи помещены в банку с Рингеровским раствором на дне ее, находившуюся в комнате, они жили 2—3 недели и могли быть повторно подвергнуты опытам, хотя и обнаруживали при этом более слабые рефлексы.



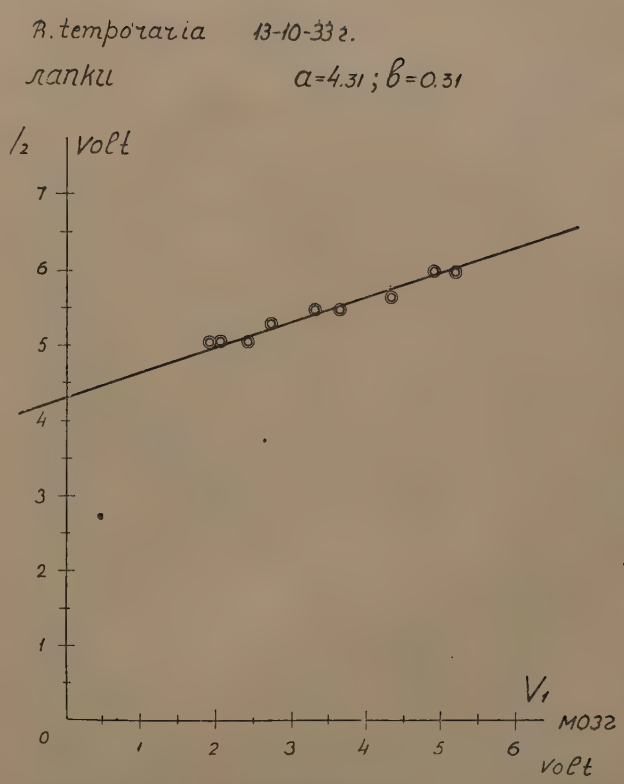
Фиг. 4. График I.



Фиг. 5. График II.



Фиг. 6. График III.

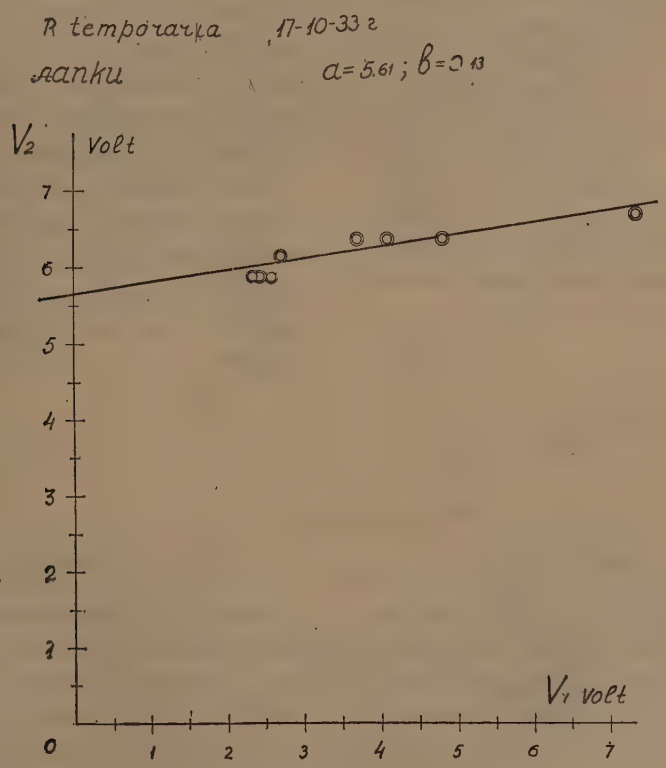


Фиг. 7. График IV.

ОБРАБОТКА НАБЛЮДЕНИЙ И РЕЗУЛЬТАТЫ ИХ

Напряжение на борнах трансформаторов было измерено прэцизионным вольтметром Гартман-Брауна и оказалось равным 7 вольтам.[1]

За отсутствием подходящего вольтметра переменного тока, реостаты-потенциометры градуировались при постоянном токе.



Фиг. 8. График V.

Произведенный подсчет кажущегося сопротивления реостатов для переменного тока в 50 пер. показал, что оно не превышало 0.1% омического сопротивления, и, таким образом, влияние его поглощалось общими погрешностями наблюдений, достигавшими в среднем 1.7%.

Отсчитанные на обоих потенциометрах значения напряжения тока в вольтах для мозга (V_1) и для лапок (V_2) откладывались на графике и обрабатывались

1 Вольтаж в осветительной сети лаборатории держался около 100 вольт, так что на борнах трансформатора вместо 8 вольт имелось 7 вольт.

Таблица 1

Rana temporaria 27 IX 1933

$a = 5.0$; $b = 1.85$

V_1 Volt	V_2 набл. Volt	V_2 выч. $= a + b\,V_1$ Volt	Разность V_2 выч. и V_2 набл. в %
0.17	5.17	5.32	2.8
0.30	5.57	5.56	0.2
0.26		5.48	1.7
0.52	6.00	5.96	0.96
0.57		6.05	1.05
0.78	6.48	6.44	1.44
0.87		6.61	1.61
1.04	6.96	6.92	1.92
Средн.	—	—	1.2

См. фиг. 4, график I.

в предположении существования прямолинейной зависимости между ними по формуле:

$$V_2 = a + b\,V_1$$

Приводим графики (фиг. 4—8) для пяти рядов наблюдений и соответствующие им таблицы 1—5 наблюденных значений V_1 и V_2 и значений V_2, вычисленных по приведенной формуле, и разностей между V_2 выч. и V_2 набл. — в процентах.

Как видно из графиков и последнего столбца таблиц, наблюденные и вычисленные величины V_2 совпадают по каждому ряду наблюдений с точностью, в среднем, от 1 до 2.6%.

Таблица 2

Rana temporaria 3 X 1933

$a = 3.44$; $b = 0.78$

V_1 Volt	V_2 набл. Volt	V_2 выч. $= a + b\,V_1$ Volt	Разность V_2 выч. и V_2 набл. в %
0.35	3.48	3.71	6.6
0.48	3.65	3.81	4.4
0.74	4.00	4.01	0.3
0.96	4.17	4.18	0.2
1.30	4.44	4.46	0.5
1.54	4.83	4.64	4.0
2.31	5.17	5.24	1.4
Средн.	—	—	2.3

См. фиг. 5, график II.

Таблица 3

Rana temporaria 10 X 1933

$a = 1.74$; $b = 1.35$

V_1 Volt	V_2 набл. Volt	V_2 выч. $= a + b\,V_1$ Volt	Разность V_2 выч. и V_2 набл. в %
1.96	4.35	4.39	0.9
2.04	4.48	4.49	0.2
2.33	5.17	4.89	5.6
2.70	5.17	5.39	4.2
2.96	6.00	5.74	4.4
3.17	6.17	6.02	2.5
3.65	6.63	6.66	0.5
Средн.	—	—	2.6

См. фиг. 6, график III.

Таблица 4

Rana temporaria 13 X 1933

$a = 4.31$; $b = 0.31$

V_1 Volt	V_2 набл. Volt	V_2 выч. $= a + b\ V_1$ Volt	Разность V_2 выч и V_2 набл. в %
1.92	5.00	4.89	2.2
2.04	5.00	4.93	1.4
2.44	5.00	5.05	1.0
2.74	5.17	5.14	0.6
3.30	5.39	5.38	0.2
3.65	5.39	5.42	0.6
4.35	5.57	5.64	1.3
4.96	5.87	5.82	0.9
5.22	5.87	5.91	0.7
Средн.	—	—	1.0

См. фиг. 7, график IV.

Таблица 5

Rana temporaria 17 X 1933

$a = 5.61$; $b = 0.13$

V_1 Volt	V_2 набл. Volt	V_2 выч. $= a + b\ V_1$ Volt	Разность V_2 выч. и V_2 набл. в %
2.09	5.78	5.88	1.7
2.17	5.78	5.89	1.9
2.31	5.78	5.91	2.2
2.44	6.00	5.93	1.2
2.83	6.00	5.98	0.3
3.48	6.17	6.06	1.8
3.83	6.17	6.11	1.0
4.57	6.17	6.20	0.5
7.22	6.44	6.55	1.7
Средн.	—	—	1.4

См. фиг. 8, график V.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Принимая во внимание характер наблюдавшегося явления, подверженного различным случайным воздействиям, обусловленным различными процессами в организме, не могущими быть контролируемыми при опыте, полученное совпадение указанных величин надо считать вполне удовлетворительным.

Можно, таким образом, считать несомненно доказанным существование прямолинейной зависимости между величиною напряжения тока, вызывающей рефлекс отдергивания лапок у лягушки и величиною напряжения тока, раздражающего мозг и вызывающего торможение этого рефлекса.

Отсюда следует правильность общих теоретических предпосылок, сделанных при выводе полученного соотношения.

В заключение считаю своим долгом выразить мою благодарность академику П. П. Лазареву за его неизменный интерес к этой работе и ценные указания.

Биофизическое отделение
Отдела физиологии и патологии органов чувств
Московского филиала ВИЭМ
Москва. Декабрь, 1933.

PAUL P. PAWLOFF. QUANTITATIVE EXPERIMENTELLE UNTERSUCHUNG DER SETSCHENOW'SCHEN HEMMUNG DER REFLEXE

ZUSAMMENFASSUNG

Es wurden wom Verfasser Versuche an Fröschen (*Rana temporaria*) angestellt, zum Zwecke der quantitativen Untersuchung der zuerst von Setschenow[1] entdeckten Reflexenhemmung.

Zur Reizung der Frösche, die nach Setschenow operiert wurden (Zerschneidung des Gehirns durch die Thalami optici), wurde der Wechselstrom der städtischen Lichtleitung (50 Per) entnommen. Mittels zweier Schiebrheostate, die als Potentiometer an zwei Transformatoren geschaltet waren, geschah die Messung der Stromspannung V_2, die das Reflex der Pfoten hervorrief, sowie auch der an den Thalami optici tätigen minimalen Spannung V_1, die die Hemmung des Pfotenreflexes zufolge hatte.

Es wurde dabei, in Bestätigung der früheren theoretischen und experimentellen Befunde,[2] die Existenz eines geradlinigen Zusammenhanges zwischen V_1 und V_2 bewiesen, welcher durch die Formel:

$$V_2 = a + b\,V_1,$$

wo a und b konstanten sind, ausgedrückt werden kann.

Aus der Biophysikalischen Abteilung der Moskauer Filiale des Instituts für Experimentelle Medizin.

---

[1] Setschenow. Annales des Sciences naturelles, 19, p. 109, 1863.

[2] P. Lasareff und P. Pavloff. Journal f. angewandte Physik, Bd. VII, H. I, S. 123, 1930 (russisch, mit deutscher Zusammenfassung).

ИЗВЕСТИЯ АКАДЕМИИ НАУК СССР. 1934
BULLETIN DE L'ACADÉMIE DES SCIENCES DE L'URSS

Classe des sciences mathématiques et naturelles

Отделение математических и естественных наук

OBSERVATIONS SUR LES VÉGÉTAUX NOUVEAUX DU TERRAIN PERMIEN DU BASSIN DE KOUSNETZK. II

Par M. ZALESSKIJ (M. Zalessky)

(*Présenté par* V. Komarov, *membre de l'Académie*)

Dans cet article nous continuons l'étude des restes végétaux du terrain permien du bassin de Kousnetzk que nous avons commencé de publier sous le même titre il y a quelque temps. Hormis les descriptions des végétaux nouveaux découverts dans ce terrain nous donnons ici aussi les descriptions de quelques espèces végétales anciennes déjà figurées, mais non décrites ou encore insuffisamment connues.

A la fin de l'article nous donnons les descriptions des restes de trois végéteaux fossiles nouveaux provenant des autres endroits du développement probable de la même flore. Deux espèces des Ptéridospermées proviennent de sédiments paléozoïques (permiens), développées aux bords du lac Petit Tenise près des montagnes Eremeni-taou dans les Steppes kirghises et une espèce de *Pecopteris*, de la rivière Tchernaia, affluent droit du fleuve Iénissei, probablement, comme nous admettons, de dépôts à charbon de la série Toungouskienne qui correspond, du moins en partie, à la série anthracolithique du bassin de Kousnetzk.

Fig. 1. *Sphenopteris sibirica* Zal. Rive droite de la rivière Moungat près du village Krapivinskoïé en aval de la sortie du charbon minéralisé. Une pinnule à droite provient de la riv. Tchesnokovka près du village Verkhotomskoïé, toit de la couche de houille du 1-er Mai. Sous-assise Davidovienne de l'assise Tomienne. 1 : 1.

FILICES ET PTERIDOSPERMAE

Sphenopteris sibirica Zalessky n. sp. (fig. 1)

Penne d'avant dernier ordre, large de 31 mm, porte sous un angle de 70°, sur un rachis mince des pennes de dernier ordre, longues de 19 mm et larges de 11.5 mm. Les pinnules attachées à ces dernières en ordre alterne sur un rachis onduleux, ont en général un contour ovale, sont sphénopteroïdes avec un bord profondément divisé quinquelobé, ayant des lobes allongés, arrondis-pointus,

longs de 6 mm et larges de 4 mm avec une nervation simple, une nervure médiane qui détache de côté, dans chacun des lobes, une nervure simple ou bifurquée. Sur les pennes plus grandes du dernier ordre, les pinnules atteignent une longueur de 8 à 13 mm et une largeur de 5 à 8 mm.

Cette espèce rappelle un peu, par le caractère de son démembrement, les pinnules de la *Sphenopteris* (*Alloiopteris*) *quercifolia* (Goeppert) Pot., mais elle diffère de cette dernière espèce par ses lobes arrondis qui chez l'espèce mentionnée sont quelque peu obtus.

Provenance et horizon. Cette espèce est représentée dans nos collections en forme de petits fragments de pennes d'avant dernier ordre provenant de localités suivantes. Rive droite de la rivière Moungat près du village Krapivinskoïé, en aval de la sortie de la couche de charbon minéralisé, rivière Tchesnokovka près du village Verkhotomskoïe, toit de la couche de houille du 1-r Mai; Ravin «Mostotchki», affluent de la rivière Balakhonka. Sous-assise Davidovienne de l'assise Tomienne.

Sphenopteris praestans Zalessky n. sp. (fig. 2)

Fig. 2. *Sphenopteris praestans* Zal. Du lit printanier de la rivière Tom, 3 km en amont du village Ivanovka. Sous-assise Davidovienne de l'assise Tomienne. 1 : 1.

Pennes d'avant dernier ordre avec un rachis fin, un peu sinueux large jusqu'à 1.5 mm, portant des pennes de second ordre, distantes d'un côté de 25 mm de l'autre. Pennes de second ordre, larges d'environ 26 mm, aussi avec un rachis fin (large jusqu'à 0.75 mm), légèrement sinueux portant des pinnules alternes distantes d'un côté de la penne de 9 mm l'une de l'autre. Les pinnules, attachées à la penne sous un angle très ouvert s'approchant de l'angle droit, sont habituellement dirigées en avant, mais parfois réflechies en arrière. Leur longueur est de 6.5—13 mm, la largeur de 7—7.5 mm dans leur partie inférieure, et leur contour est plus ou moins triangulaire; mais elles sont attachées sur une petite étendue de leur base et fortement decoupées au bord avec une formation de 3—4 lobes de chaque côté ayant de profonds sinus entre eux et un bord coupé en cinq lobes à leur tour. La pinnule est parcourue par une nervure médiane avec des nervures latérales décurrentes là-dessus et alimentant les lobes dans lesquels elles détachent une nervure simple ou bifurquée rentrant dans chaque subdivision du bord lobulaire.

Provenance et horizon. On n'a qu'un seul échantillon d'empreinte de fragment de penne d'avant dernier ordre provenant du lit printanier de la rivière Tom, 3 km en amont du village Ivanovka. Sous-assise Davidovienne de l'assise Tomienne.

Sphenopteris bellatula Zalessky n. sp. (fig. 3)

Pennes d'avant-dernier ordre avec un rachis fin, large jusqu'à 1 mm, étant elles-mêmes larges d'environ 43 mm, portant des pennes de second ordre étroitement disposées là-dessus sous un angle aigu ouvert, alternes et distantes de 10—14 mm l'une de l'autre d'un côté. Les pennes du dernier ordre sont lancéolées, longues de 20 à 33 mm et larges de 8 à 12 mm un peu distantes l'une de l'autre ou s'entretouchant par leurs pinnules. Les pinnules de contour étroitement triangulaire avec un bord coupé, longues de 6 à 8 mm et larges de 2 à 3.5 mm, sont attachées à la penne par leur base rétrécie avec trois lobes de chaque côté ayant entre eux de profonds sinus et à leur tour un bord trilobé ou bilobé au bout et un lobe apical impaire un peu coupé aussi au bout. La pinnule est parcourue d'une assez grosse nervure décurrente sur le rachis et renvoyant dans chaque lobe une nervure qui se ramifie à son tour et donne une nervure dans chaque lobe secondaire.

Fig. 3. *Sphenopteris bellatula* Zal. Rive droite de la rivière Tom, 3 km en amont du village Ivanovka. Sous-assise Davidovienne de l'assise Tomienne. 1 : 1.

Provenance et horizon. Les échantillons des empreintes de fragments de pennes d'avant dernier ordre de cette espèce proviennent de la rive droite de la rivière Tom 3 km en amont du village Ivanovka dans le lit printanier de la rivière. Sous-assise Davidovienne de l'assise Tomienne.

Fig. 4. *Sphenopteris comptula* Zal. Staraïa Balakhonka, ravin «Mostotchki», affluent droit de la rivière Balakhonka. Sous-assise Davidovienne de l'assise Tomienne. 1 : 1.

Sphenopteris comptula Zalessky n. sp. (fig. 4)

Pennes d'avant-dernier ordre larges d'environ 3 cm, avec un rachis onduleux fin, émettant de ses parties saillantes de deux côtés, sous un angle 70—80°, des rachis fins alternes des pennes de second ordre. Les pennes de seçond ordre, larges d'environ 7 mm, portent à une distance de 3 mm l'une de l'autre d'un côté de petites pinnules alternes sphenoptéroïdes de forme quadriangulaire arrondie, longues jusqu'à 3 mm et larges jusqu'à 3.25 mm avec un bord 4—5 lobé dont les lobes arrondis sont parfois bilobés à leur tour. Leur nervation est simple: de la nervure médiane de la pinnule qui s'en va du rachis de la penne sous un angle

d'environ 70°, une nervure simple ou plus souvent bifurquée se détache dans chaque lobe.

On possède un seul échantillon d'une empreinte positive de fragment de penne d'avant dernier ordre avec 5 pennes de second ordre de son côté gauche et 3 du côté droit, représentées dans leur partie inférieure incomplète sur notre fig. 4 et l'empreinte négative correspondant à cette positive, conservée sur une étendue moins grande.

Provenance et horizon. Staraïa (ancienne) Balakhonka, ravin Mostotchki, affluent droit de la rivière Balakhonka, sous-assise Davidovienne de l'assise Tomienne.

Sphenopteris ischanovensis Zalessky n. sp. (fig. 5)

Pennes d'avant-dernier ordre, larges jusqu'à 5.5 cm, portant des pennes de dernier ordre, alternes, longues jusqu'à 2.5—3 cm, attachées à leur rachis un peu sinueux, fins et solides, sous un angle de 30—40°, longues de 9 à 10.5 mm et larges jusqu'à 6 mm., ont généralement un contour ovale avec sept lobes irrégulièrement arrondis au bord de chaque côté et un lobe impairé au sommet. Les lobes latéraux ont parfois à leur tour un bord trilobé ou bilobé. La nervation est simple. La nervure médiane de la pinnule est un peu fléxueux, émettant de côtés dans chaque lobe par une nervure simple ou bifurquée dont un petit nombre de nervures se détachent de côtés.

Fig. 5. *Sphenopteris ischanovensis* Zal. Le 5 fossé de 1929 à Ischanovo de la partie supérieure du complexe intermédiaire de Fomitchev. Sous-assise Davidovienne de l'assise Tomienne. 1 : 1.

On n'a qu'une seule empreinte de fragment de penne d'avant dernier ordre avec quatre pennes incomplètes de dernier ordre lâ-dessus, dont une est représentée sur le dessin ci-joint en entier et les autres trois seulement en partie par leur rachis.

Provenance et horizon. L'échantillon provient du 5 fossé de 1929 à Ischanovo, c'est-à-dire de la partie supérieure du complexe intermédiaire de V. D. Fomitchev. Sous-assise Davidovienne de l'assise Tomienne.

Sphenopteris tunguscana (Schmalhausen) (fig. 6)

1879. *Asplenium tunguscanum* Schmalhausen, Beiträge zur Jura-Flora Russlands, S. 74, Taf. XIII, Fig. 1—5.

1918. *Sphenopteris tunguscana* Zalessky, Flore paléozoïque de la série d'Angara, atlas, 1918, p. 25, 56, pl. XX, fig. 3, 6; p. 26, 57, pl. XXI, fig. 4, 4a; p. 27, 58, pl. XXIII, fig. 3.

Pennes de dernier ordre, larges de 10 à 25 mm, avec des pinnules attachées obliquement là-dessus sous un angle de 40—60° selon leur position sur

les pennes. Les pinnules attachées au rachis de la penne par une portion contractée de leur base ont une forme ovale-allongée avec un sommet pointu et 7—11 lobes faiblement arrondis ou pointus, orientés obliquement, au bord, par 3—5 de chaque côté et un lobe apical impaire, et sont longues de 9 à 11 mm et larges de 3.5 à 4 mm. La nervation est simple. La nervure médiane de chaque lobe avec ses ramifications latérales s'approche de la nervure médiane de la pinnule avec une légère décurrence. Les lobes des pinnules fortement développés ont un bord un peu onduleux ou lobulaire.

C'est une espèce assez répandue dans les dépôts de l'assise Abinienne, mais représentée en forme d'empreintes de petits fragments de pennes du dernier ordre dont les portions apicale et moyenne sont représentées sur notre fig. 6.

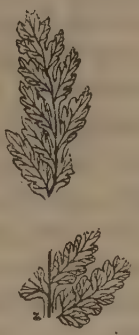


Fig. 6. *Sphenopteris tunguscana* (Shmalh.) Zal. L'échantillon supérieur provient des environs du village Tchérépanova et l'échantillon inférieur de la région Prokopievisky de la Krasnaïa Gorka, du Dolgûij Most, puits № 5. Assise Abinienne. 1 : 1.

Provenance et horizon. La première provient des environs du village Tchérépanova de la montagne transversale sur la rivière Kyzylgai (coll. Neuburg), la seconde de la région Prokopievsky, de la Krasnaia Gorka, du Dolguij Most (Pont long) du puits № 5. Assise Abinienne ou Abienne.

Sphenopteris batchatensis Zalessky (fig. 7)

Sphenopteris batchatensis. Zalessky, Flore paléozoïque de la série d'Angara, atlas, p. 31, 62, pl. XXXI, fig. 4; p. 34, 65, pl. XLI, fig. 6?; p. 38, 69, pl. LII, fig. 1, 4; p. 38, 70. pl. LIV, fig. 2.

On connaît des fragments bipinnés de fronde avec un rachis large jusqu'à 2 mm, portant des pennes alternes de second ordre distantes d'un côté de 11—15 mm l'une de l'autre. Ces dernières sont longues d'environ 35 mm et larges d'environ 14—15 mm. Les pinnules qui y sont attachées obliquement sous un angle d'environ 35—60° ont en général une forme ovale-oblongue, mais un bord lobulaire, étant plus ou moins contractées à la base et longues jusqu'à 11 mm, larges jusqu'à 5 mm. La pinnule a de chaque côté trois lobes, dont les deux inférieurs ont parfois un bord ondulé ou faiblement lobulaire et un lobe arrondi au sommet. La nervure médiane qui parcourt la pinnule est décurrente sur le rachis de la penne, elle détache dans chaque lobe une nervure qui émet alternativement des deux côtés quelques nervures simples ou bifurquées.

Fig. 7. *Sphenopteris batchatensis* Zal. Mine de Batchat, assise Abinienne. 1 : 1.

Cette espèce est basée sur les empreintes positives d'un fragment de penne bipinnée représentées sur la fig. 4 de la pl. XXXI et sur la fig. 2 de la pl. LIV de notre atlas: «Flore paléozoïque de la série d'Angara», où l'on a encore sur la pl. LII, fig. 1, l'image d'une partie du premier échantillon grossi pour montrer la nervation. Les échantillons sont de provenance inconnue, mais proviennent probablement de la mine de Batchat, d'où provient l'échantillon d'empreinte de fragment de la même penne représenté là-même sur la fig. 4 de la pl. XLI, avec lequel il a une grande ressemblance et que nous rapportons à la même espèce, quoique les pinnules des pennes de cet échantillon y sont attachées sous un angle plus ouvert que sur les pennes des échantillons de provenance inconnue. Nous donnons sur la fig. 4 de la pl. LII une image grossie d'une partie de ce dernier échantillon qui, étant comparée à l'image d'une portion grossie des pennes d'un des premiers échantillons représentée sur la même planche, fig. 1, fait penser que les deux échantillons ont pu appartenir à la même espèce et pratiquement doivent être déterminés de la même manière. Nous rapportons conditionnellement à la même espèce l'empreinte de fragment de fronde sur la fig. 6 de la pl. XLI de notre atlas, provenant de la rive droite de la rivière Tom, 50 km en aval de la ville de Kousnetzk. Elle diffère du type décrit plus haut comme qui dirait par des dimensions plus grandes des pinnules et parce qu'elles sont moins coupées.

Provenance et horizon. Les échantillons-types du *Sphenopteris batchatensis* proviennent tous selon toute probabilité de la mine de Batchat, c'est-à-dire des depôts de l'assise Abienne, tandis que le dernier échantillon que nous rapprochons de cette espèce — de la rive droite de la rivière Tom, 50 km en aval de la ville Kousnetzk, c'est-à-dire des dépôts de l'assise Koltchouguinienne.

Sphenopteris muricea Zalessky

Sphenopteris muricea Zalessky, Flore paléozoïque de la série d'Angara, atlas, p. 31, 62, pl. XXXII, fig. 2; pl. LII, fig. 5.

Fronde au moins tripinnatifide. Pennes de second ordre de contour étroitement triangulaire, larges dans leur partie moyenne d'environ 3 cm, avec un sommet pointu et un rachis droit ayant une nervure un peu ondulée. Elles sont disposées sur une penne de premier ordre d'un côté à une distance de 21 mm l'une de l'autre.

Les pennes de troisième ordre, de contour aussi étroitement triangulaire avec un sommet pointu, sont attachées à la penne du second ordre sous un angle de 45°, étant quelque peu contractées à leur base. Dans la partie moyenne de la penne de second ordre elles sont longues de 19 mm et larges d'environ 8—10 mm à leur base, ayant une nervure ondulée sur leur rachis. Les pinnules ou segments attachés à ces dernières obliquement sous un angle d'environ 35—40°, dimi-

nuent graduellement en dimensions vers le sommet, étant parfois superposés par leurs bords dans les pennes contiguës et longs d'environ 8—10 mm à la base de la penne, pointus, ayant des sinus entre eux jusqu'à la moitié de leur longueur et un petit rétrécissement ou une contraction à la base. La nervation est simple. Dans chaque pinnule ou segment on voit une nervure médiane émettant de côtés des nervures latérales.

On n'a qu'un seul échantillon de cette espèce de *Sphenopteris* représentée par des fragments de pennes bipinnatifides de second ordre, provenant de la mine de Nouveau Batchat et reproduit dans notre atlas: «Flore paléozoïque de la série d'Angara» sur la pl. XXXII, fig. 2 et grossi en une partie sur la fig. 5 de la pl. LII.

Provenance et horizon. Mine de Nouveau-Batchat près du village Nouveau Batchat. Assise Abienne.

Sphenopteris erosioides Zalessky

Sphenopteris erosioides Zalessky, Flore paléozoïque de la série d'Angara, atlas, p. 32, 63, pl. XXXVI, fig. 3, 3a.

On ne connaît qu'un fragment de penne bipinnée, large de 4 cm, avec un rachis fin, large d'environ 1 mm, portant des pennes alternes de second ordre distantes d'un côté de la penne de 12 mm l'une de l'autre. Ces dernières sont longues de 28 mm et larges de 12—13 mm. Les pinnules, qui y sont attachées dans un ordre alterne, ont un contour rhombique avec une base cunéiforme, le bord maniformément fendu et des nervures divergentes de la base contractée et dichotomisant. Les pinnules sont longues d'environ 7.5 mm et larges jusqu'à 5 mm dans leur partie la plus large.

Cette espèce par le caractère de ses pinnules cunéiformes ou rhombiques coupées au bord rappelle *Sphenopteris erosa* Morris, espèce des dépôts permiens de leur zone des environs de l'Oural et partant a reçu de nous un nom correspondant. Le seul échantillon de cette espèce représenté par l'empreinte d'un fragment de penne bipinnée, provient de la rivière Tom en amont de Kousnetzk, en face de l'embouchure de la Nagasaka, c'est-à-dire des dépôts de l'assise Tomienne; il est reproduit dans notre atlas: «Flore paléozoïque de la série d'Angara» sur les fig. 3 et 3a de la p. XXXVI.

Sphenopteris odontopteroides Zalessky (fig. 8)

Sphenopteris odontopteroides Zalessky, Flore paléozoïque de la série d'Angara, atlas, p. 34, pl. XLI, fig. 1.

Penne ou fronde bipinnatifide, large dans sa partie la plus large de 89 mm avec un rachis d'épaisseur moyenne large jusqu'à 2 mm sur son empreinte, por-

tant en disposition opposée de pennes pinnatifides diminuant un peu graduellement en dimensions vers les deux extrémités de la penne. Dans la partie moyenne de la penne elles sont longues de 4.5 cm et dans leur partie basilaire la plus large — larges de 2 cm, tandis qu'aux extrémités de la penne leur longueur n'atteint que 27 mm, la largeur étant la même. La penne est connue sur l'étendue de 115 mm et son rachis s'est empreint sur la roche dans une position un peu courbée. Les pinnules d'un contour généralement ovoïde avec un bord fortement lobulaire sont attachées au rachis par une base pédonculée. Les pinnules de la partie moyenne de la penne ont 9 ou 7 lobes arrondis, par 4 ou 3 lobes de chaque côté et un lobe apical impaire, les pinnules des parties finales de la penne en ayant 5 ou 6.

Fig. 8. *Sphenopteris odontopteroides* Zal. Les grès de Zmeinka, rive droite de la riv. Tom, assise Tomienne. 1 : 1.

La pinnule est parcourue par une nervure médiane clairement marquée, assez grosse presque jusqu'au sommet, détachant de côtés en arc des nervures non grosses, bifurquées une ou deux fois, qui donnent aux lobes un caractère odontopteroïde.

On n'a qu'un seul échantillon de cette espèce qui est représentée par une petite portion de sa penne bipinnatifide qui, faut-il penser, présente une fronde, et ainsi cette fougère ou une ptéridosperme peut être assimilée par son caractère au *Gondwanidium sibiricum* P. et au *Gondwanidium murenense* Zal. avec la différence que ses pinnules, autrement que les pinnules névroptéroïdes-sphénoptéroïdes décurrentes de ces derniers, sont complètement sphénoptéroïdes. Cet

échantillon est représenté dans notre atlas: «Flore paléozoïque de la série d'Angara» sur la fig. 1 de la pl. XLI et provient des grès du village Zmeinka sur la rive droite de la rivière Tom, qui dans le sens stratigraphique doivent être rapportés à l'assise Tomienne.

Pecopteris alsophiloides Zalessky n. sp. (fig. 9)

Penne d'avant dernier ordre, large d'environ 5 cm porte sous un angle de 60° des pennes alternes de dernier ordre, diminuant graduellement vers le sommet de la penne et distantes de 12 mm l'une de l'autre d'un côté. Ces dernières ont un contour étroitement triangulaire, sont longues d'environ 3 cm et larges d'environ 9 mm dans leur partie inférieure. Les pinnules des pennes de dernier ordre, de contour étroitement triangulaire sont attachées au rachis par toute leur base élargie sous un angle d'environ 50°, les plus grandes, longues de 5 mm et larges d'environ 3 mm, sont un peu onduleuses au bord et se rétrécissent graduellement vers le sommet pointu-arrondi. La nervation des pinnules est bien marquée, pauvre en ramifications. La nervure médiane assez grosse et un peu sinueuse détache de côtés des nervures alternes dont les extrémités sont occupées par des sores de forme arrondie et d'un diamètre d'environ 0.75 mm, disposés par file de chaque côté de la nervure médiane, par un, deux ou trois selon la longueur de la pinnule. Un tel sore se trouve aussi à l'extrémité de chaque nervure médiane de la pinnule. Il n'y a pas de traces d'un indusium sur les sores. Cette fougère fossile rappelle par le caractère de ses pinnules, ainsi que par la disposition là-dessus des petits sores de sporanges, privés d'indusium, une fougère d'aujourd'hui du genre *Alsophila* de la famille Cyatheacées, ce qui fait supposer l'existence de cette famille dans le permien inférieur, car la localité, où cette fougère a été découverte, appartient à la partie supérieure de l'assise Tomienne. Il n'est malheureusement pas possible de nous convaincre de cette supposition probable par la structure du sporange et de l'anneau là-dessus. Vu la tendance des nervures de s'élargir à l'origine du sore, on peut supposer que la nervure au bout sous le sore se bifurquait.

Fig. 9. *Pecopteris alsophiloides* Zal. Village Kedrovka, de la riv. Iélovka, du fossé d'exploration de Tamochouk sur la coupe de Jabrovsky. Sous-assise Davidovienne de l'assise Tomienne. 1 : 1.

Provenance et horizon. On n'a que les empreintes de petits fragments de pennes d'avant dernier ordre de cette fougère avec des sores là-dessus. Les échantillons proviennent des environs de Kedrovka, de la rivière Iélovka, du fossé d'exploration de Tamochouk sur la coupe de Jabrovsky. Sous-assise Davidovienne de l'assise Tomienne.

Genre **Cardioneura** Zalessky

Regardez *Cardioneura amadoca* Zal. dans le mémoire de M. Zalessky, Sur quelques végétaux fossiles nouveaux du terrain houiller du Donetz.

Cardioneura falcata Zalessky n. sp. (fig. 10)

Pennes de dernier ordre larges jusqu'à 33 mm, portant obliquement des pinnules de forme ovale-trigonale, un peu falquées en avant et se rétrécissant graduellement vers la base, longues d'environ 15 mm et larges d'environ 7 mm à leur base. Nervation cardioptéroïde avec des nervures latérales faiblement arquées, dichotomisant deux fois, s'approchant du bord des pinnules au nombre de 14—15 sur l'étendue d'un demi-centimètre.

Fig. 10. *Cardioneura falcata* Zal. Colonne de tarière de roche de l'horizon en bas de la couche de houille 9 de la région Prokopievsky. Assise Abinienne. 1 : 1.

Fig. 11. *Cardioneura topkiensis* Zal. Du horizon au dessous de la couche 9 à Kroutyie Topki dans la région Prokopievsky. Assise Abinienne. 1 : 1.

Fig. 12. *Mixoneura arta* Zal. Du fossé de 1928 à Ischanovo de la partie supérieure du complexe d'Alykaievo. Sous-assise Davidovienne de l'assise Tomienne. 1 : 1.

Provenance et horizon. On n'a qu'un seul échantillon d'une empreinte de fragment de penne de dernier ordre à une colonne de tarière de roche de l'horizon en bas de la couche de houille 9 dans la région Prokopievsky.

Cardioneura topkiensis Zalessky n. sp. (fig. 11)

Pinnules d'environ 25 mm de longueur et 12—15 mm de largeur, de forme ovale, avec une nervation cardioptéroïde et des nervures latérales fortement courbées en arc et dichotomisant successivement trois fois, s'approchant du bord de la partie basilaire de la pinnule sous un angle presque droit au nombre de 22 sur l'étendue d'un centimètre.

Provenance et horizon. On ne connaît que les empreintes de pinnules isolées provenant d'un horizon au dessus de la couche 9 à Kroutyie Topki, dans la région Prokopievsky.

Mixoneura arta Zalessky n. sp. (fig. 12)

Pennes de dernier ordre, larges jusqu'à 32 mm avec un rachis fin, auquel sont attachées par toute leur base et resserées des pinnules de forme étroitement

triangulaire, longues jusqu'à 15 mm et larges jusqu'à 5 mm., diminuant en dimensions vers le sommet de la penne. Pinnules ayant un sommet pointu, mais arrondi, décurrentes un peu sur le rachis près de la base de leur bord postérieur, leur bord antérieur se recourbant brusquement en arrière formant comme une oreillette. Nervation distante, composée d'une nervure médiane fine légèrement décurrente sur le rachis de la penne et de nervures latérales dichotomisant une ou deux fois, qui s'en approchent de deux côtés sous un angle très aigu. Dans la partie décurrente des pinnules deux ou une nervure qui dichotomisent, se détachent immédiatement du rachis qui la porte.

Provenance et horizon. L'unique échantillon de l'empreinte de fragment de penne de dernier ordre de cette espèce qui se trouve dans notre collection provient du fossé de 1928 à Ichanova (partie supérieure du complexe d'Alykaievo). Sous-assise Davidovienne de l'assise Tomienne.

Fig. 13. *Gondwandium sibiricum* (Petunni) et *G. murenense* Zal. En bas de la figure *G. sibiricum P.* et en haut — *G. murenense* Zal. Rive droite de la Tom, 3 km en amont d'Ivanovka. Sous-assise Davidovienne de l'assise Tomienne. 1 : 1.

Genre **Gondwanidium** Gothan

W. Gothan, Gondwanapflanzen aus der Sierra de Los Lianos und benachbarten Gebieten. Abhandl. d. Senkenbergischen Naturforschenden Gesellschaft. Bd. 39. H. 2.

Gondwanidium sibiricum (Petunnikov) Zalessky (fig. 13a)

Frondes simplement pennées de petites dimensions, longues jusqu'à 18 cm et larges dans la partie moyenne jusqu'à 5 cm avec un nombre impair de pinnules nevroptéroïdes alternes, attachées à la penne d'une manière plus ou moins normale ou sous un angle très ouvert et un peu décurrentes là-dessus. Leur longueur dans la partie moyenne de la penne est jusqu'à 20 mm, leur largeur jusqu'à 9 mm. Elles sont attachées à la penne étroitement ou bien à une distance plus ou moins grande l'une de l'autre, diminuant en dimensions vers le sommet ainsi que vers la base, ayant un bord tantôt continu, tantôt festonné. Chez les frondes jeunes le bord est continu, mais avec leur développement il devient graduellement lobulaire avec de petits lobes dirigés un peu en avant. La nervation des pinnules est névroptéroïde. Leur nervure médiane est légèrement décurrente sur le rachis de la penne et détache de deux côtés vers leurs bords des nervures plus ou moins courbées et se bifurquant plusieurs fois, en formant, étant donnée la lobularité des pinnules, des nervures médianes dans les lobes dont des nervures

appendiculaires s'approchent. Les pinnules d'en bas au nombre de 2—3 paires particulièrement raccourcies et de nevropteroïdes deviennent odontoptéroïdes. La partie inférieure de la penne sur une étendue d'environ 3 cm et, peut-être plus, reste non empenné et joue le rôle de rachis.

On connaît une empreinte de portion de fronde avec des pinnules lobulaires attachées obliquement à son rachis, couverte sur le rachis ainsi que sur le limbe par des dépressions ponctuées correspondant aux saillies sur la surface de la feuille. Cet échantillon est représenté dans notre atlas: «Flore paléozoique de la série d'Angara» sur la fig. 9 de la pl. L (et grossi sur la fig. 2 de la pl. LII, étant rapporté par nous au *Gondwanidium sibiricum* vu sa présence à côté d'empreintes de feuilles typiques de cette espèce sans aucune trace de saillies. Nous désignons cette forme par la dénomination f. *verrucosa* et nous supposons que les saillies sont causées plutôt par une maladie de la feuille que par des écailles qui la recouvrait.

Provenance et horizon. Mines de Soudjenka et d'Angerka; le ravin Mostotchki près du village Staraïa Balakhonka; rive droite de Tom 3 km en amont du village Ivanovka; rive gauche de la riviere Zalomnaïa en amont de l'embouchure de la rivière Mounachkina. Sous-assise Davidovienne de l'assise Tomienne. Rive gauche de l'Ounga dans le village Tcheremitchkina, sous-assise Ounguinienne de l'assise Koltchouguinienne. Sur la rivière Soldatka vis-à-vis d'oulousse Tchouldjan, et sur la rivière Boukhtakhta près du village Bouktakhta dans l'assise Abinienne.

Gondwandium murenense Zalessky (fig. 13b, 14, 15, 16, 17)

Callipteris murenensis Zalessky, Flore paléozoïque de la série d'Angara, atlas, p. 18, 49, pl. V, fig. 1, 5, 6; pl. VI, fig. 4, 4a.

Frondes simplement pennées de petites dimensions avec une disposition pennée impaire distante de pinnules nevroptéroïdes alternes attachées obliquement à la penne et fortement décurrentes par leur bord postérieur sur le rachis de la penne, le bord antérieur se recourbant à la base en arrière. Les pinnules sont tantôt plus étroites, étant longues de 25 mm et larges d'environ 7 mm, tantôt plus larges — jusqu'à 9 mm — ayant un bord plus ou moins lobulaire et diminuant vers le sommet ainsi que vers la base de la penne. Leurs lobes sont étroits, étendus en avant, parfois avec une petite courbure de côté. La nervation des pinnules est calliptéroïde, c'est-à-dire que la nervure médiane est fortement décurrente sur le rachis de la penne en dichotomisant plusieurs fois.

Le type de cette espèce de *Gondwandium* représenté dans mon atlas de la Flore paléozoïque de la série d'Angara sur la pl. V, fig. 1, 3, 5, 6, et sur la pl. VI, fig. 4, 4a, a éte rapporté par moi plus tôt au genre *Callipteris* aux indices duquel se rapprochent beaucoup les portions des pennes représentées

qu'on prenait alors pour des pennes de dernier ordre d'une fronde pluripinnée. Pourtant les nouvelles trouvailles de fragments de frondes du même aspect sur la rive gauche da la rivière Tom en amont de l'embouchure de la rivière Moungat, sur la rive droite de la rivière Tom dans le lit printanier de la rivière 3 km en

Fig. 14. *Gondwandium murenense* Zal. Rive droite de la rivière Tom, 3 km en amont d'Ivanovka. Sous-assise Davidovienne de l'assise Tomienne. 1 : 1.

Fig. 15. *Gondwandium murenense* Zal. Rive gauche de la rivière Tom, en amont de l'embouchure de la rivière Moungat. Assise Tomienne. 1 : 1.

Fig. 16. *Gondwandium murenense* Zal. Rive gauche de la Tom en amont de l'embouchure de la rivière Moungat. Assise Tomienne. 1 : 1.

amont d'Ivanovka, ainsi que dans le ravin Mostotchki et dans d'autres lieux — me persuadèrent que dans le cas présent nous n'avons pas affaire à la fronde pluripinnée de *Callipteris*, mais à la fronde simplement pennée de *Gondwandium* dont les pinnules, les lobes étant bien développés, sont attachées à la penne obliquement et par conséquent deviennent fortement décurrentes et à cause du recourbement du bord antérieur à la base en arrière — comme quelque peu serrées à la base. Il paraît que la feuille doit cette position très oblique des pinnules sur la penne à sa forte croissance en longueur, à l'extension de son sommet, car cette position des pinnules a lieu principalement sur la partie supérieure de la fronde et diminue vers sa base, où les pinnules sont parfois attachées au rachis presque normalement, comme ceci s'observe chez les exemplaires typiques des feuilles de *Gondwandium sibiricum* Petunnikov. Comme il est impossible de s'assurer si les feuilles de l'aspect de *Gondwandium murenense* ne sont que des frondes autrement développées de *Gondwandium sibiricum*, peut-être sous l'influence de manque de lumière (s'étant developpées à l'ombre, où la feuille s'étend fortement, je pense qu'il est conforme au but dans le sens paléontologique de dénoter les feuilles d'un tel aspect par un autre nom spécifique, d'autant plus

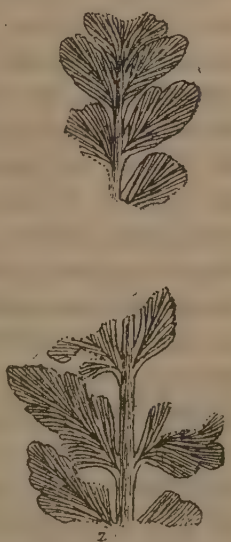


Fig. 17. *Gondwandium murenense* Zal. Rive gauche de la rivière Tom en amont de l'embouchure de la rivière Moungat. Assise Tomienne. 1 : 1.

que je trouve plus probable l'indépendance de cette espèce de l'espèce décrite par Petounnikov). Ce qui concerne le nom spécifique pour l'espèce avec les pinnules lobulaires attachées obliquement, je trouve qu'il est juste d'employer mon nom *murenense* et non le nom *Zeilleri*, proposé par N. N. Smirnov, car le premier nom a été employé par moi déjà an 1911, avant la publication de la note de Smirnov, alors étudiant, où il proposait la sienne, en se fondant sur les matériaux auquels, moi, je travaillais scientifiquement.

Provenance et horizon. Rive droite de la rivière Tom dans le lit printanier de la rivière, 3 km en amont d'Ivanovka; ravin Mostotchki, près du village Staraia Balakhonka. Sous-assise Davidovienne de l'assise Tomienne.

Callipteris Zeilleri Zalessky (fig. 18)

Callipteris Zeilleri Zalessky, Flore paléozoïque de la série d'Angara, atlas 1918, p. 16, 35, pl. XLIV, fig. 1, 1a; p. 35, 66, pl. XLV, fig. 1, 1a, 2, 2a; pl. XLVII, fig. 1; p. 36, 87, pl. XLIII, fig. 2, 2a.

Frondes bipinnées larges jusqu'à 18 cm avec un solide rachis primaire large jusqu'à 6 mm portant obliquement sous un angle de 40° des pennes de second ordre longues jusqu'à 17 cm, qui ont la continuation le long du rachis par une file de pinnules graduellement diminuant en bas, attachées au rachis. Les pinnules qui couvrent ces pennes, attachées par toute leur base à un solide rachis large jusqu'à 2 mm, sont un peu raccourcies à leur base du bord antérieur, tandis qu'en bas elles sont au contraire décurrentes sur le rachis. Leurs dimensions sont différentes suivant l'âge des pennes. Sur les exemplaires jeunes des frondes leur longueur dans la partie moyenne de la penne est de 6.5—11 mm, la largeur de 3.75—5.25 mm, tandis que sur les pennes complètement développées leur longueur est de 8.5—22 mm, la largeur de 7—10 mm. Parfois elles sont étroites et longues avec un rapport de la largeur à la longueur de 1 : 2, parfois larges et courtes, ce rapport étant 1 : 1.4 ou bien 1 : 1.8, plus souvent droites, mais parfois légèrement falquées en avant, ayant ordinairement un sommet largement arrondi, mais parfois avec petit rétrécissement avec celui-ci. La nervation des pinnules est dense. La nervure médiane, faiblement décurrente sur le rachis et peu distincte des nervures contiguës souvent ne peut plus être poursuivie que jusqu'à la moitié et puis se brise en ramifications uniformes. Les nervures latérales s'approchent de la nervure médiane sous un angle de 20° et dichotomisent deux et trois fois avant d'atteindre le bord. Les ramifications de la nervure médiane dans la partie moyenne de la pinnule ont parfois lieu jusqu'à cinq fois. A la base de la penne les nervures dichotomisant une ou deux fois s'approchent immédiatement du rachis étant plus ou moins décurrentes là-dessus. Sur un demi-centimètre, jusqu'à 10 ramifications de ces nervures s'approchent du bord latéral. Les pinnules attachées au rachis de la fronde ont une nervure médiane faiblement marquée ou plus souvent n'en ont pas du tout, ayant à leur

base une largeur égale à la longueur, et sont même parfois plus larges que longues.

Cette espèce est habituelle dans l'assise Koltchouguinienne du bassin de Kousnetzk, étant représentée dans les collections de là-bas par des empreintes de portions considérables de frondes complètement développées ainsi que de jeunes. Dans mon atlas: «Flore paléozoïque de la série d'Angara» les parties apicales de frondes assez developpées sont représentées sur les pl. XLIV et XLVI. Les fig. 1 et 2 de pl. XLV du même atlas représentent l'empreinte d'une portion de jeunes frondes dont l'empreinte, représentée sur la fig. 2, donne l'idée d'une jeune fronde récemment déployée, car ses pinnules sont très petites et les pennes secondaires sont longues d'environ 6.5 cm, tandis que leur longueur sur les frondes développées atteint plus de 16 cm. La planche XLVII, fig. 1, représente probablement l'empreinte de la partie inférieure d'une fronde de grandeur moyenne, car les pinnules des pennes de second ordre sont raccourcies comparativement à leur longueur ordinaire, pendant que le rachis de la fronde atteint une largeur de 5 mm—dimensions qu'il n'est pas probable qu'il pût atteindre dans la partie apicale de la fronde, où les pinnules pouvaient aussi se raccourcir. Les plus grandes dimensions des pinnules sur une penne secondaire ont été observées par nous sur l'empreinte de fragments de deux pennes de second ordre représentée sur la fig. 2 de la pl. XLVII, où elles sont longues de 22 mm et larges de 10 mm. Sur la même planche les fig. 1, 1a représentent des portions

Fig. 18. *Callipteris Zeilleri* Zal. Mine de Koltchouguino. Sous-assise Inienne de l'assise Koltchouguinienne. 1 : 1.

de fronde de *Callipteris conferta* pour pouvoir les comparer à celles de *Callipteris Zeilleri* dont l'examen éclaircira au lecteur la différence de la nervation des pinnules de ces deux espèces. *Callipteris conferta* est la *Callipteris* habituelle des dépôts du permien inférieur de l'Europe, pendant que *Callipteris Zeilleri* est une espèce du permien supérieur, car elle a été manifestée dans les dépôts de l'assise Koltchouguinienne du bassin de Kousnetzk, où l'on rencontre les genres *Rhipidopsis* et *Syniopteris* habituels dans les dépôts permiens supérieurs de la rivière Petchora.

Provenance et horizon. Mines de Koltchouguino, sous-assise Inienne de l'assise Koltchouguinienne.

Paracallipteris altaica Zalessky (fig. 19)

Callipteris altaïca Zalessky, Flore paléozoïque de la série d'Angara, atlas, 1918, p. 28, 59, pl. XXVI, fig. 5, 5a; p. 30, 61, pl. XXIX, fig. 4, pl. XXXVI, fig. 1.

Frondes probablement bipinnées, connues seulement d'après de petits fragments d'une penne primaire et de pennes secondaires qui n'ont pas leur continuation le long du rachis par une file de pinnules comme ceci est observé chez le *Callipteris Zeilleri*. Le rachis de la fronde large jusqu'à 6 mm porte les pennes de second ordre d'un côté à une distance de 27 mm l'une de l'autre. Aux pennes de second ordre, larges de 23 à 37 mm, des pinnules sont attachées sous un angle très ouvert d'environ 80° et même sous un angle s'approchant de l'angle droit. Les pinnules longues de 9—12 mm et même de 18 mm et larges de 4—6 et 9 mm sont un peu raccourcies à la base au bord antérieur, leur bord postérieur étant légèrement décurrent sur le rachis et le sommet arrondi. La nervure médiane nettement distincte jusqu'à sommet au moins sur $^2/_3$ de la longueur de la pinnule est assez grosse, faiblement décurrente sur le rachis ou presque pas décurrente du tout. Les nervures latérales de la pinnule fines, font avec celle-là, comme avec le rachis qui la porte, un angle aigu d'environ 30°, dichotomisent une ou deux fois et s'approchent du bord de la pinnule au nombre de 9 sur l'etendue d'un demi-centimètre. L'absence de pinnules entre les pennes secondaires sur les pennes est un indice distinctif de cette espèce que je rapportais jusqu'à présent, malgré cette absence, au genre *Callipteris*.

Maintenant j'attribue à cette absence de pinnules une plus grande valeur et je place *Callipteris altaica* en un genre indépendant *Paracallipteris*.

Cette espèce est représentée dans notre atlas de la flore paléozoique de la série d'Angara sur la pl. XXVI, fig. 5, 5a et sur la pl. XXIX, fig. 4 en forme d'empreintes de petits fragments de fronde, notamment de pennes de second ordre et d'une penne de premier ordre. Un petit fragment de penne de second ordre avec de très petites pinnules est aussi représenté dans notre atlas sur la fig. 1 de la pl. XXXVI.

Provenance et horizon. *Paracallipteris altaica* a été rencontrée en abondance dans l'assise Koltchouguinienne dans deux localités sur la rive droite de la rivière Inia entre le village Monastyr (Protopopova) et le village Korovina en amont du village Bouieratskaia, et sur la rive droite de la rivière Ouskat près du village Iganina.

Genre **Iniopteris** Zalessky

Feuilles divisées manifomément de dimensions moyennes et grandes aux quatre nervures principales se divergeant manifomément d'un point de la base, deux en avant avec un angle de divergence de 50° et par une des côtés gauche et droit avec l'angle de divergence entre celles de 147°, et par deux nervures se détachant en dehors de chacune des deux premières, l'une au dessus de l'autre sous un angle de 20° à 40°. Un limbe foliaire encadrant des deux côtés ce système de nervures en forme de bandes peu larges avec des lobes plus ou moins marqués, dirigés en avant, pointus-arrondis, à son bord, et avec des nervures arquées, simples ou bifurquées plusieurs fois dans partie basilaire, s'approchant obliquement des nervures principale qui au surgissement et au développement des lobes s'approchent aussi des nervures médianes de ces derniers. La nervation et le limbe des feuilles de *Iniopteris* se rapprochent beaucoup par leur caractère de celles du genre *Syniopteris* fondé par nous sur les deux espèces *Syniopteris Nesterenkoi* Zal. de la flore permienne de la Grande Synia au bassin de la rivière Petchora et *Syniopteris Demetriana* Zal. de la flore permienne de la Petite Sitza dans la région de Soutchan. Ces deux genres diffèrent plutôt en degré de division de la feuille que dans son caractère, et il se présente la question, s'il n'est pas, peut-être, conforme au but de joindre le représentant du genre *Iniopteris*, en attendant, unique, au genre *Syniopteris*, auquel nous n'avons pas hésité de rapporter les feuilles profondément coupées avec un bord lobulaire de *Syniopteris Demetriana* Zal. Il faut pourtant attendre de résoudre cette question jusqu'à de

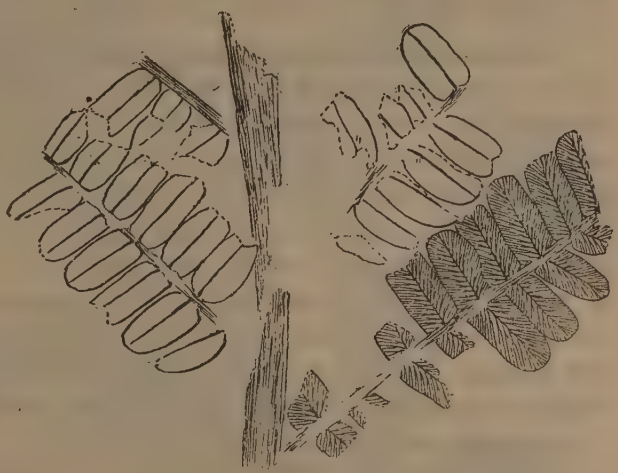


Fig. 19. *Paracallipteris altaica* Zal. Rive droite de la rivière Inia en amont du village Bouieratskaia. Sous-assise Inienne de l'assise Koltchouguinienne. 1 : 1.

nouvelles trouvailles de feuilles du type *Iniopteris* comme de celui de *Syniopteris*. Il paraît que la différence entre les deux genres se manifeste plutôt sur le stade plus jeune du développément de leurs feuilles. Chez les *Syniopteris* au stade jeune du développement de la feuille, elle a une forme presque entière, allongée ou irregulièrement arrondie, tandis que chez *Iniopteris* elle est palmée ou maniformément disséquée.

Iniopteris sibirica Zalessky (fig. 20)

Odontopteris sibirica Zalessky, Flore paléozoïque de la série d'Angara, atlas, 1918, p. 34, 65, pl. XLI, fig. 9; pl. XLII, fig. 1, 2, 3; p. 35, 66, pl. XLIII, fig. 2, 3.

Feuilles maniformément divisées de dimensions plus ou moins considérables et d'un contour en général arrondi, longues de 16 à 44 mm et larges de 15 à 39 mm aux quatre nervures principales s'écartant maniformément de la base et par deux nervures latérales se détachant de chacune des deux antérieures en dehors. La division du limbe foliaire a lieu le long de ces nervures avec formation de profonds sinus atteignant la base et avec un développement, suivant le bord irrégulier et parfois ondulé, des lobes plus ou moins marqués, dirigés en avant et pointus, arrondis ayant une nervure médiane décurrente sur la nervure principale, des nervures s'approchant de la première et de la derniére, plus ou moins arquée en avant, simples ou bifurquées densement disposées. Ces dernières s'approchent du bord du lobe ou du limbe en général au nombre de 10 sur un demi-centimétre.

On a 5 empreintes de portions de feuilles de *Iniopteris sibirica* représentées dans mon atlas: «Flora paléozoïque de la série d'Angara» sur la pl. XLII, fig. 1, 2, 3, sur la pl. XLI, fig. 9 et sur la pl. XLIV, fig. 1 (sur le dernier échantillon l'empreinte du fragment de feuille à côté d'une grande portion de la fronde de *Callipteris Zeilleri* Zal.). L'une d'elles, représentée sur la pl. XLII, fig. 1, reproduit une jeune feuille presque complète avec la paire antérieure de nervures déja bien développée, des lobes sur le limbe presque pas du tout marqués et avec les ramifications latérales de ces nervures en dehors, mais avec la paire postérieure de ces nervures encore peu développée, avec de petits limbes foliaires et de petits lobes catadromes là-dessus (fig. 20).

Le second écnantillon représenté sur la fig. 2 de la pl. XLII refiguré ici sur la portion basilaire de la fig. 21, reproduit l'empreinte de la seule partie inférieure d'une feuille, sur laquelle on voit la partie inférieure de deux nervures principales antérieures de la feuille dirigées en avant, chacune d'elles détachant une nervure de côté en bas et en dehors. La paire inférieure des nervures avec le limbe là-dessus s'est conservée presque sur toute son étendue, et la feuille dans cette partie mesure jusqu'à 15—16 cm de largeur, ce qui détermine, d'après le rapport entre la largeur et la longueur

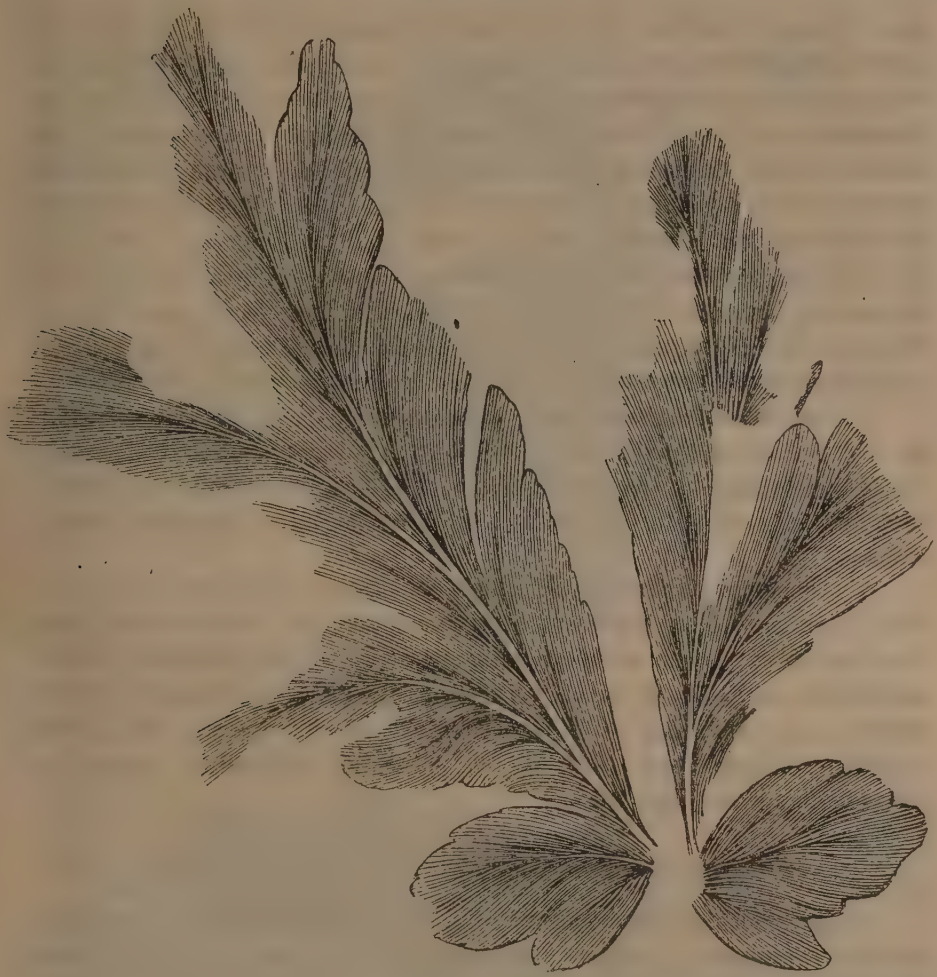


Fig. 20. *Iniopteris sibirica* Zal. Mine de Koltchouguino. Sous-assise Inienne de l'assise Koltchouguinienne. 1 : 1.

de la feuille complète, dont nous venons de parler, sa longueur à peu près de 40 cm. Sur cet échantillon d'empreinte de feuille le bord de son limbe est déjà un peu ébréché à cause des lobes qui surgissent là-dessus. Les nervures secondaires sont faiblement courbées, presque droites, et s'approchent des nervures principales de la feuille sous un angle très aigu (de 5 à 20°).

Le troisième échantillon, représenté sur la fig. 3 de la pl. XLII, reproduit l'empreinte de fragment de la partie supérieure d'une feuille correspondant à la partie apicale pennée d'une des nervures principales antérieures de la feuille sur laquelle le limbe a des lobes fortement marqués ayant chacun une nervure médiane qui le parcourt et des nervures latérales

plus ou moins courbées en avant qui s'en approchent (fig. 22). Une telle portion lobulaire du limbe foliaire rappelle beaucoup une portion lobulaire pareille du limbe dans la penne de la feuille de *l'Odontopteris rossica* Zal. de l'étage Kazanien de la rivière Meltchak du district de Bélebei du gouvernement d'Oufa, comme on peut s'en persuader en examinant les photographies d'un échantillon de cette espèce représentées sur les fig. 1 et 1a de la pl. XLIII dans mon atlas et en les comparant avec la fig. 3 de la même pl. XLII et les fig. 2 et 3 de la pl. XLIII qui représentent *Iniopteris sibirica*. Une ressemblance frappante entre les portions de pennes de ces deux plantes fait naître une supposition que *l'Odontopteris rossica* Zal., espèce qu'on ne connaît qu'en forme d'empreintes de petits fragments de pennes de dernier ordre, peut appartenir au genre *Iniopteris*.

Le quatrième échantillon de *Iniopteris sibirica*, représenté sur la pl. XLIV fig. 1 à côté de *Callipteris Zeilleri*, reproduit l'empreinte d'une petite partie de fronde correspondant à une portion de la nervure principale droite supérieure de la feuille avec un limbe foliaire ayant un bord fortement lobulaire développé là-dessus.

Le cinquième échantillon de *Iniopteris sibirica*, représenté par nous sur la pl. XLI, fig. 9 (l. c.) reproduit la partie apicale d'une feuille ou d'une fronde au dessus de la seconde ramification apicale de côtés des branches des nervures antérieures, sur laquelle on voit clairement marquée la lobularité du limbe foliaire et en connexion avec cette lobularité le rapprochement de nervures secondaires dichotomisant deux fois de la nervure médiane de chaque lobe (portion apicale de la fig. 21).

Mesopitys Tchihatcheffi (Goeppert) Zalessky (fig. 23, 24, 25, 26, 27)[1]

Le bois a des anneaux annuels distincts inégalement développés sur la circonférence, larges de 1 à 6 mm, qu'on peut aussi bien distinguer sous le microscope. Les trachéides ont une lumière d'environ 0.03 mm et des parois épaisses, d'une épaisseur jusqu'à 0.005 mm. Les ponctuations aréolées sur les parois radiales des trachéides sont disposées en un, deux et trois rangs selon la largeur des trachéides, ordinairement contiguës, de forme hexagonale arrondie, hautes de 0.005—0.01 mm et larges de 0.0064 mm à 0.01 mm avec des ouvertures ovales ou en forme de fentes situées obliquement. Une fois que le contact des ponctuations aréolées n'a pas lieu, elles apparaissent comme arrondies. Les rayons médullaires sont unisériés (par-ci, par-là quelques cellules du rayon sont disposées en deux rangs), hauts de 1 à 15 cellules, quoique les rayons hauts de 2 à 6 cellules prédominent (fig. 23). Les cellules des rayons médullaires ont

[1] Attendu la description de la moelle et du xylème primaire de cette espèce donnée déjà dans mon mémoire: «Anatomie du *Dadoxylon Tchihatcheffi* (Goeppert)» nous bornerons ici à ne décrire que le xylème secondaire.

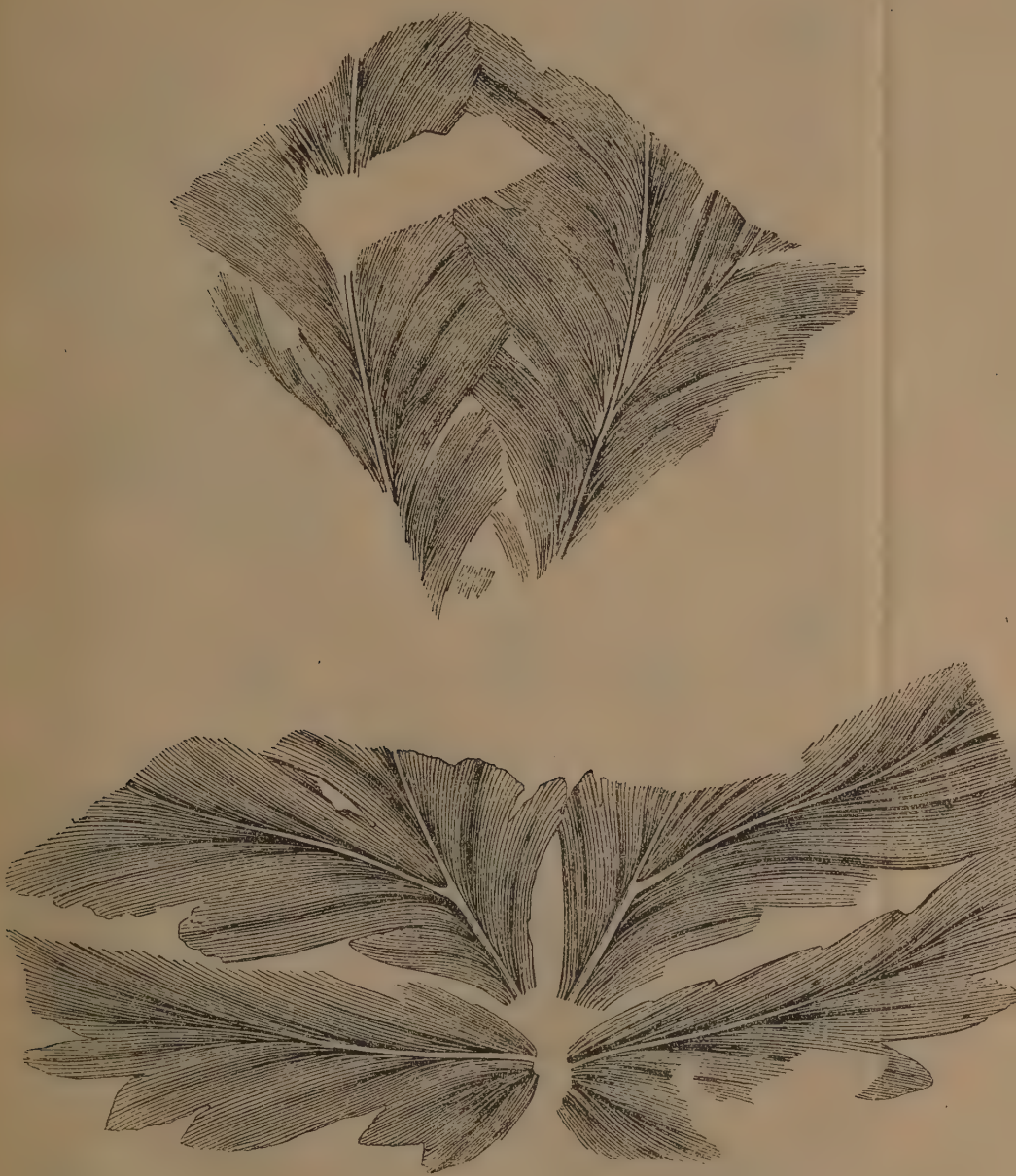


Fig. 21. *Iniopteris sibirica*. Zal. Mine de Koltchouguino. Sous-assise Inienne de l'assise Koltchouguinienne. 1 : 1.

Fig. 22

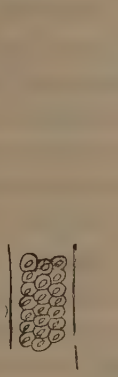


Fig. 23

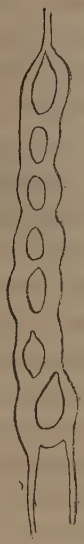


Fig. 24

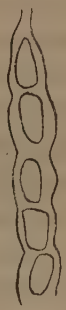


Fig. 25

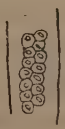


Fig. 26

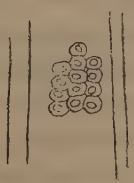


Fig. 27

Fig. 22. *Iniopteris sibirica* Zal. Mine de Koltchouguino. Sous-assise Inienne de l'assise de Koltchouguino. 1 : 1. **Fig. 23.** *Mesopitys Tchihatcheffi* (Goeppert) Zal. Ponctuations aréolées sur la paroi radiale d'une trachéide et le rayon médullaire sur la coupe tangentielle du bois de l'échantillon-type de M. Zalessky de son *Mesopitys Tchihatcheffi* (Goeppert) Zal. × 350. **Fig. 24.** *Mesopitys Tchihatcheffi* (Goeppert) Zal. Rayon médullaire sur la coupe tangentielle du bois de l'échantillon provenant du ravin Kamychnaia près de Koltchouguino sous le № 13. Sous-assise Inienne de l'assise Koltchouguinienne. × 350. **Fig. 25.** *Mesopitys Tchihatcheffi* (Goeppert) Zal. Ponctuations areolées sur la paroi radiale d'une trachéide et le rayon médullaire sur la coupe tangentielle du bois de l'échantillon des grès au dessus de la couche de houille Kemerovienne. Sous-assise Ounguinienne de l'assise Koltchouguinienne. × 350. **Fig. 26.** *Mesopitys Tchihatcheffi* (Goeppert) Zal. Ponctuations areolées sur la paroi radiale d'une trachéide du bois de l'échantillon provenant de la rive gauche de l'Ounga du Nord, village Tcherémitchkina. Sous-assise Ounguinienne de l'assise Koltchouguinienne. × 350. **Fig. 27.** *Mesopitys Tchihatcheffi* (Goeppert) Zal. Ponctuations areolées sur la paroi radiale d'une trachéide du bois de l'échantillon, provenant d'une tranchée de chemin de fer sur le Tyrgan aux environs du village Prokopievskoie, assise Abinienne. × 350.

une largeur de 0.017 mm à 0.04 mm et une hauteur de 0.02—08 mm. Il paraît que sur les parois radiales des rayons médullaires on observe parfois 5—6 ponctuations obliques simples disséminées.

Il faut noter que l'échantillon-type de cette espèce, sur lequel j'ai basé le genre *Mesopitys*, a un diamètre maximal de 92 mm et un xylème ayant des rayons médullaires bas unisériés hauts de 1 à 6 cellules avec prédominance de

rayons d'une hauteur de 2 à 4 cellules. Le xylème du tronc exposé au Musée Géologique Tschernyscheff provenant de la rivière Inia des environs du village Khméléva, dans la sous-assise Inienne de l'assise Koltchouguinienne d'une épaisseur de 26 cm à la base et d'un diamètre de 26 cm à une hauteur de 2.35 m. Le bois a des rayons médullaires uniseriés exceptionnellement hauts, jusqu'à un hauteur de 16 cellules, avec prédominance de rayons d'une hauteur de 4 à 11 cellules. Le morceau de bois provenant du Blijni Charape, de la sous-assise Ounguinienne, jusqu'à 6 cm de diamètre avec des anneaux annuels étroits, comme chez le type, a des rayons médullaires bas, composés de 1—6 cellules de bas en haut, avec prédominance de rayons hauts de deux — quatre cellules. Le morceau de bois provenant de la bure № 13 dans le ravin Kamychnaia aux environs du village Koltchouguina, ayant un diamètre de 19 cm et l'autre de 12 cm avec des anneaux annuels étroits, pas plus larges que 6 mm, a des rayons médullaires de grandeur moyenne avec prédominance de rayons hauts de 6 à 9 cellules (fig. 24). Des rayons hauts jusqu'à 14 cellules de bas en haut et de tels qui ne comptent que moins de 6 cellules de bas en haut se rencontrent rarement. De ce que nous venons de dire il est évident que plus le diamètre du bois s'accroît, plus, a ce qu'il paraît, s'accroît la hauteur des rayons médullaires. Il est pourtant possible que outre le développement de la cîme d'arbre (ce qui est prouvé) la nature des terrains sur lesquels les arbres croissaient et l'état de saturation de ces terrains par l'eau jouaient aussi un certain rôle dans le développement d'une différente hauteur des rayons.

Tous les échantillons des bois de *Mesopitys Tchihatcheffi* que nous venons d'étudier proviennent de l'assise Koltchouguinienne; le bois provenant du Blijnij Charape, seul provenant de sa sous-assise Ounguinienne, tous les autres de la sous-assise Inienne. Passons maintenant aux bois de cette espèce que nous avons trouvé comme provenant de l'assise Tomienne. Un grand intérêt est attiré par un morceau de bois pris d'un grand tronc découvert dans les grès en haut de la couche Kémerovienne de houille. Ses anneaux annuels sont larges de 5 à 9 mm. Contrairement aux bois étudiés de l'assise Koltchouguinienne minéralisés par le carbonate de calcium, ce bois, comme en général ceux qu'on trouve ordinairement dans l'assise Tomienne, est silicifié. Les rayons médullaires de ce bois, comme ceux du grand tronc exposé au Musée Géologique Tschernyscheff, sont hauts et même plus hauts que les rayons de ce dernier. Les rayons médullaires à 10—16 cellules, sont ordinaires, mais on en a trouvé hauts de 17 et de 23 cellules, ce que sur les échantillons de bois de cette espèce provenant de l'assise Koltchouguinienne on n'a pu observer qu'une seule fois sur le bois provenant de la rivière Inia près des villages Taïnova et Sidorenkova. Pour distinguer un pareil bois de *Mesopitys Tchihatcheffi* avec de hauts rayons médullaires de la forme typique avec des rayons médullaires bas, je lui ai donné le nom forma *Lutugini,* car

plus tôt je la tenais sous ce nom pour une espèce indépendante. Les ponctuations aréolées sur les trachéides du bois trouvé au-dessus de la couche Kemerovienne de houille ont une hauteur de 0.0071 mm et à peu près la même largeur et des ouvertures qui y sont posées obliquement, c'est-à-dire qu'elles ne diffèrent pas par leurs dimensions de celles de mon échantillon type de *M. Tchihatcheffi*, et pourtant ce bois doit être rapporté à la même espèce (fig. 25). Un autre échantillon du bois de *M. Tchihatcheffi*, provenant de la partie supérieure de l'assise Tomienne ou de la partie inférieure de la sous-assise Ounguinienne, sur lequel il faut nous arrêter, c'est le bois que nous avons trouvé in situ dans les schistes argileux sur la rive gauche de la rivière Ounga du Nord dans le village Tchéremitchkina (stratigraphiquement un peu du dessus de la provenance de la flore fossile avec les espèces de l'assise Tomienne). Il est de grandes dimensions. La souche mise à nu se trouvant dans la roche est longue d'environ 1 mètre ayant 90 cm par un diamètre, qui se trouve dans le plan horizontal, et 34 cm par l'autre, qui n'est pas complètement mis au jour. Il est aussi conservé à l'aide de minéralisation par l'acide siliceux et il est conservé assez bien pour être défini, quoique ses trachéides soient fortement froissées et qu'il soit difficile de définir la largeur de ses anneaux annuels à cause de leur déformation. Ses rayons médullaires unisériés, déformés par la pression, sont peu hauts. Les plus hauts n'ont pas plus de 12 cellules de bas en haut. Les rayons médullaires qu'on rencontre le plus souvent ont une hauteur d'environ 6-7 cellules. Les ponctuations aréolées sur les trachéides situées sur les parois radiales ordinairement à 2-3 rangs sont hautes de 0.005 mm et larges de 0.0056 mm, ayant des ouvertures ovales ou en forme de fentes obliquement disposées. Par les dimensions des ponctuations aréolées et le caractère des rayons médullaires unisériées ce bois correspond parfaitement au type *M. Tchihatcheffi* et doit sans aucun doute être rapporté à cette espèce (fig. 26). La présence d'un bois comme *M. Tchihatcheffi*, si caractéristique pour l'assise Koltchouguinienne, dans le même complexe où, à côté de lui, dans les mêmes schistes et à peu de mètres de lui, on rencontre la flore habituelle de la sous-assise Davidovienne, atteste qu'il n'y a pas eu de très grands changements dans le développement du monde végétal lors du remplacement des dépôts de l'assise Tomienne par ceux de l'assise Koltchouguinienne et que la flore de la première fut insensiblement remplacée par la flore de la seconde. Aussi l'apparition de *M. Tchihatcheffi* dans les dépôts peut servir de bon indice pour la division du temps. Il n'y a certainement pas et il ne peut pas y avoir une limite prononcée dans les dépôts pour ce-temps-là et l'apparition de cette forme ne coïncide pas exactement avec le caractère des dépôts habituels pour les assises Tomienne et Koltchouguinienne. Ce que nous venons de dire fait comprendre complètement qu'une limite entre ces assises basée sur le développement de la flore doit être peu précise.

Il nous reste d'examiner le bois que nous avons trouvé dans une tranchée de chemin de fer sur le Tyrgan aux environs du village Prokopievskoïé, tout près de la sortie dans cette tranchée du conglomérat, car ce bois aussi est défini par nous comme *Mesopitys Tchihatcheffi* et sa présence dans l'assise Abienne, où nous rapportons le complexe des dépôts à charbon au village Prokopievskoïé (ville Prokopievsk), étant mise en regard avec ce que nous venons de dire, verse une lumière sur son âge réel (malgré le voisinage du conglomérat que les géologues prennent pour le conglomérat de base). H. Th. Tchirkova a trouvé quelques fragments de bois, mais ils étaient loin d'être tous bien conservés. Leur minéralisation s'était opérée par la silice. Les ponctuations aréolées sur les trachéides d'un morceau de bois très bien conservé ont des dimensions qui leur sont habituelles chez *Mesopitys Tchihatcheffi*, savoir leur hauteur est de 0.0057 mm leur largeur de 0.0071 mm. Les rayons médullaires ont une hauteur moyenne. Les plus hauts d'entre eux ont été observés d'avoir une hauteur de 12 cellules. Tout ceci fait déterminer ce bois comme *Mesopitys Tchichtcheffi* (fig. 27). Comme cette espèce n'apparaît que dans la partie tout à fait supérieure de l'assise Tomienne, l'assise Abienne ne peut être mise en regard qu'avec la partie tout à fait supérieure de cette dernière ou la partie inférieure de la sous-assise Ounguinienne.

Provenance et horizon. Le *Mesopitys Tchihatcheffi*, hormis les cas mentionnés de sa présence dans l'assise Abienne et sur la limite de l'assise Tomienne avec la sous-assise Ounguienne de l'assise Koltchouguinienne, se rencontre habituellement dant l'assise Koltchouguinienne, y étant très répandu. Il se rencontre surtout souvent dans sa sous-assise Inienne. Nous ferons mention de sa présence dans cette assise de cette dernière sous-assise en vertu de sa définition précise d'après les échantillons sous microscope dans les lieux suivants. Grès de la rivière Inia près du village Khméléva, bure № 13 dans le ravin Kamychnaia près de Koltchouguina, des déblais du puits capital de la mine de Koltchouguina, à Koltchouguina, sur la rive droite de la rivière Inia à la sortie de la couche Maximovsky dans la galerie № 4 sur la rive droite de la rivière Inia près du moulin du village Dratchonina. Sur la rive droite de la rivière Inia, en amont du village Mentcherepskaia près du vieux moulin, rive droite de la rivière Inia, près du moulin du village Staro-Pestéreva. Sur la rive gauche de la rivière Méret près du village Krasnoiarskaia. Sur la rivière Inia près des villages Taïnova et Sidorenkova. Dans la sous-assise Ounguienne elle est découverte et définie précisément sur le Blijnij Charape.

Dadoxylon mungaticum Zalessky n. sp. (fig. 28 et 29)

Bois aux anneaux annuels distincts, larges jusqu'à 1—1.2 cm. Les trachéides du printemps sont larges dans le sens radial de 0.034 à 0.051 mm,

celles de l'été ou de l'automne de 0.013—0.02 mm dans le sens tangentiel les unes et les autres ont environ 0.034 mm. Leurs parois radiales ont des ponctuations aréolées de forme hexagonale arrondie, disposées, selon la largeur des trachéides, en deux, trois et même en quatre rangs. Elles sont hautes d'environ 0.0085 mm, larges de 0.011 mm, ayant des ouvertures arrondies ou ovales, étirées transversalement, d'environ 0.005 mm dans ce diamètre transversal. Les rayons médullaires sont unisériés de différente hauteur de 2—3 à 22 cellules de bas en haut — la hauteur des cellules étant d'environ 0.022 mm. Les rayons hauts ne sont pas rares, les rayons hauts de 7—10 cellules prédominent. Par-ci, par-là on voit des rayons bisériés dans une partie, mais une telle bisériété se borne à une, deux ou trois cellules de hauteur. On trouve des morceaux de bois, où il n'y a point de rayons médullaires hauts, mais où les rayons peu hauts, à une, deux, et trois, cellules de bas en haut prédominent. Ils doivent être rapportés à la même espèce de bois, car les ponctuations aréolées sur les parois radiales de leurs trachéides ont les mêmes dimensions comme sur les morceaux de bois ayant de hauts rayons médullaires à 16—22 cellules de bas en haut. Les cellules de la moelle conservée partiellement sur un échantillon de bois avec des rayons médullaires bas (de la rivière Moungat) sont plus larges que hautes chez le bois même, d'une largeur de 0.05 mm et d'une hauteur de 0.025 mm et plus près de la moelle elles sont presque isodiamétriques ou parfois même plus hautes que larges, d'une hauteur de 0.03 à 0.04 mm et d'une largeur de 0.02 à 0.044 mm.

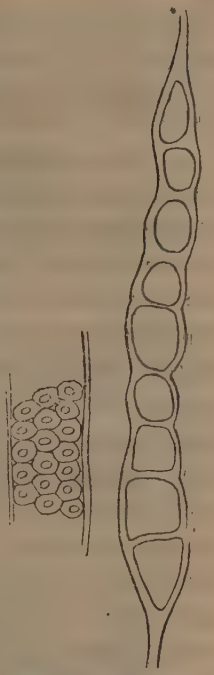


Fig. 28. *Dadoxylon mungaticum* Zal. Ponctuations aréolées sur la paroi radiale d'une trachéide et le rayon médullaire sur la coupe tangentielle du bois de l'échantillon, provenant de la rive droite de Tom, 3 km en amont du village Ivanovka. Sous-assise Davidovienne de l'assise Tomienne. × 350.

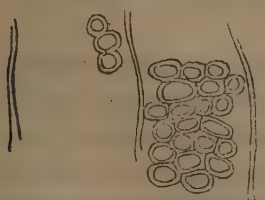


Fig. 29. *Dadoxylon mungaticum.* Zal. Ponctuations aréolées sur la paroi radiale d'une trachéide du bois de l'échantillon provenant de la rive droite de Tom, 3 km en amont du village Ivanovka. Sous-assise Davidovienne de l'assise Tomienne. × 350.

Provenance et horizon. Sur la rivière Moungat près du village Krapivinskoïe à la sortie de la couche minéralisée et sur la rive droite de la rivière Tom à 3 km en amont du village Ivanovka (in situ). Un bois à rayons médullaires hauts est trouvé dans les deux localités et avec les rayons bas seuls sur la rivière Moungat.

Dadoxylon iniense Zalessky n. sp.

Regardez pour la figure du *Dadoxylon inicnese* Zal. le mémoire de M. Zalessky, Sur un bois nouveau du *Metacaenoxylon Carpentieri* du terrain permien supérieur du bassin de Kousnetzk, fig. 1.

Bois à anneaux annuels étroits distincts, larges de 0.25 à 0.50 mm, dans lesquels les trachéides d'automne ne sont limitées que par deux rangs de cellules et diffèrent d'une manière tranchante par leurs dimensions des trachéides du printemps et de l'été dont est composée la plus grande partie de l'anneau annuel. Les dernières trachéides ont dans le sens radial 0.065 mm, tandis que les trachéides d'automne en ont environ 0.018 mm, la largeur des deux dans le sens tangentiel étant jusqu'à 0.028—0.037 mm. Les trachéides sur les parois radiales portent des ponctuations aréolées disposées sur celles qui sont larges ordinairement en trois rangs et sur celles qui sont étroites en deux ou en un rang. Elles ont ordinairement une forme hexagonale, étant hautes de 0.017 mm et larges de 0.024 mm, avec des ouvertures de forme ovale qui y sont situées transversalement, le grand diamètre de ces dernières étant de 0.01 mm. Les rayons médullaires sont unisériés, étroits, ayant de 5 à 40 cellules comme hauteur avec prédominance de rayons comptant environ 24 cellules de bas en haut. La largeur des cellules qui les composent est de 0.014—0.03 mm et leur hauteur de 0.022 mm à 0.037 mm. Sur les portions de leurs parois radiales, limitées par les parois de la trachéide contiguë, il y a jusqu'à 5 ponctuations ovales simples dont le diamètre long est étiré transversalement à la direction des trachéides, étant long jusqu'a 0.02 mm, tandis que le diamètre transversale atteint 0.012—0.014 mm.

Provenance et horizon. L'unique échantillon provient des grès de la rive droite de la rivière Inia près du moulin du village Dratchonina, dans la sous-assise Inienne de l'assise Koltchouguinienne.

Dicranophyllum sibiricum Zalessky n. sp. (fig. 30, 31, 32)

Feuilles, ou leurs portions, en général d'un contour plus ou moins cunéiforme, bifurquées une, deux et peut-être plusieurs fois sous un angle de 30 à 40° en lanières courtes. Les feuilles ne sont connues que sur une petite étendue de leur longueur, notamment sur 16 mm, 24 mm et 33 mm de longueur avec des nervures qui vont parallèlement à leurs bords. La nervure médiane de chaque bifurcation de la feuille, beaucoup avant d'atteindre son sinus, dichotomise, en se continuant en forme de ses deux branches le long des bords intérieurs de la lame divisée, une nervure va aussi le long de chaque de ses bords extérieurs. Entre ces deux nervures des bords de la lanière sur une certaine étendue de cette dernière il y a parfois aussi une nervure médiane qui disparaît bientôt tout d'un coup vers la base de la lanière. Chacune des nervures des bords que nous venons

d'irdiquer disparaît aussi subitement en bas sur une certaine étendue de sa marche, ce qui fait supposer un fort épaissement du limbe foliaire en bas et une prompte immersion des nervures en bas dans la masse du mésophylle sans leur apparition sur la surface de la feuille.

Provenance et horizon. On a trois fragments de feuilles de cette espèce de *Dicranophyllum* sur les échantillons de notre collection. Ces échantillons proviennent de la sous-assise Davidovienne de l'assise Tomienne du ravin «Mostotchki» et sont représentés par nous sur les fig. 30, 31 et 32.

Baiera Zeilleri Zalessky (fig. 33)

Baiera Zeilleri Zalessky, Flore paléozoïque de la série d'Angara, atlas, 1918 p. 31, 62, pl. XXXII, fig. 3 et 3a.

Feuille conservée dans sa partie inférieure, ayant en général la forme d'un large coin dirigé vers sa base, où il se prolonge dans le pedoncule arraché. Les

Fig. 30 Fig. 31 Fig. 32 Fig. 33

Fig. 30. *Dicranophyllum sibiricum* Zal. Ravin Mostotchki, affluent droit de la riv. Balakhonka, village Staraïa Balakhonka. Sous-assise Davidovienne de l'assise Tomienne. 1 : 1. **Fig. 31.** *Dicranophyllum sibiricum* Zal. Ravin Mostotchki, village Staraïa Balakhonka. Sous assise Davidovienne de l'assise Tomienne. 1 : 1. **Fig. 32.** *Dicranophyllum sibiricum* Zal. Ravin Mostotchki, village Staraïa Balakhonka. Sous-assise Davidovienne de l'assise Tomienne. 1 : 1. **Fig. 33.** *Baiera Zeilleri* Zal. Rive droite de la Tom en aval de l'embouchure de la rivière Belsa en face de l'embouchure de la rivière Nagasaka (Pigosaka). Assise Tomienne. 1 : 1.

bords latéraux de la feuille, quand ils descendent dans le pédoncule, forment un angle d'environ 70°. Le limbe foliaire est disséqué par une bifurcation successive (jusqu'à cinq fois sur l'étendue de la portion conservée de la feuille longue de 33.5 mm) en lanières cunéiformement loranthiformes arrondies au sommet. La division du limbe foliaire en portions cunéiformes ne se fait pas tout à fait régulièrement et à ce qu'il paraît, asymétriquement. Sa largeur dans la partie supérieure du fragment de la feuille atteint 33.5 mm, et sa longueur dans la partie supérieure de la feuille pouvait certainement atteindre 5 cm. La feuille est parcourue en longueur par de nombreuses nervures allant presque parallèlement et convergentes vers le rachis qu'elles quittent par une bifurcation successive. Dans la partie inférieure de la feuille sur la largeur de la portion

loranthiforme du limbe foliaire on peut compter jusqu'à 8 nervures. Cette espèce n'est représentée que par une seule empreinte de fragment de la partie inférieure d'une feuille dont le pédoncule est arraché, provenant de la rive droite de la rivière Tom en aval de l'embouchure de la rivière Belsa en face de l'embouchure de Nagasaka, c'est-à-dire du complexe des dépôts appartenant à l'assise Tomienne (partie de l'assise Balakhonienne de Javorsky et Boutov).

La présence d'un représentant de *Baiera*, se rapprochant par le caractère de ses feuilles de *Baiera Raymondi* Renault des couches permienne de Charmoye près de Creusot en France, dans l'assise Tomienne confirme une fois de plus la necessité de rapporter cette assise au permien inférieur. On n'a pas observé de restes du genre *Baiera* en bas du permien, et partant il n'y a pas de raison de supposer qu'il aît vécu dans le Stephanien.

Provenance et horizon. Rive droite de la rivière Tom en aval de l'embouchure de la rivière Belsa en face de l'embouchure de la riviére Nagasaka. Assise Tomienne.

Fig. 34. *Glottophyllum petiolatum* Zal. Ravin Mostotchki, village Staraïa Balakhonka, sous-assise Davidovienne de l'assise Tomienne. 1 : 1.

Glottophyllum petiolatum Zalessky n. sp. (fig. 34)

Feuille spatulée avec le sommet largement arrondi qui se rétrécit graduellement vers la base étroite pétiolée et maintes nervures divergentes de la base qui dichotomisent successivement plusieurs fois avec une densité de 13 nervures sur l'étendue d'un centimètre de la largeur de la feuille. La longueur de la feuille est de 93 mm, sa largeur dans la partie apicale, la plus large de 41 mm et dans la partie basilaire pétiolée d'environ 3 mm.

Pour base de le description donnée nous avons pris le seul échantillon d'une empreinte de feuille de dimensions citées provenant du ravin Mostotchki (3-e localité) débouchant dans la rivière Balakhonka près de Staraïa (ancienne) Balakhonka et représenté sur la fig. 34. Pourtant dans la même localité on rencontre des empreintes de fragments de feuilles d'un caractère semblable, mais de dimensions plus petites qui appartiennent à cette même espèce. Nous avons en vue un fragment de la portion basilaire d'une telle feuille avec une base pétiolée, long de 36 mm et large jusqu'à 19 mm dans la partie apicale du fragment qui ne présente que la moitié de la feuille complète et dont le bord sur l'empreinte est

arraché et irrégulier. Les nervures — divergentes de la base et se bifurquent plusieurs fois. Sur un centimètre de la largeur de la feuille il y en a au moins 12.

Provenance et horizon. Ravin Mostotchki, affluent droit de la rivière Balakhonka village Staraia (ancienne) Balakhonka. Sous-assise Davidovienne de l'assise Tomienne.

Listrophyllum uscatense Zalessky n. sp. (fig. 35)

Une petite feuille pétiolaire de forme allongée irrégulière ayant des bords parallèles jusqu'à deux tiers de sa longueur et plus loins falquée et se rétrécissant vers un sommet arrondi, avec un limbe foliaire longue jusqu'à 37 mm et un rachis qu'on voit sur l'étendue de 1 cm. Dans sa partie basilaire il a des angles arrondis étant retendu d'une maniére tranchante en un rachis un peu courbé d'où sortent cinq nervures: la nervure médiane assez grosse s'étendant dans le limbe foliaire par une nervure médiane courbée en haut qu'on peut poursuivre jusqu'au sommet et par deux appendiculaires de chaque côté. La nervure médiane s'étend presque le long de $^2/_3$ de la feuille restant grosse et puis continue devenant fine et ne différant pas des autres nervures latérales qui s'en détachent. Les nervures secondaires sortant du rachis, ainsi que les nervures latérales se détachant de la nervure médiane sont un peu arquées en dedans et se bifurquent plusieurs fois. Chez les nervures se détachant de la nervure médiane la bifurcation a lieu jusqu'à 4 fois, de manière que le point où son bord falqué devient presque droit est abordé par 8 extrémités de ces nervures sur un demi-centimètre, ces nervures se bifurquent sous des angles aigus presque réguliers.

On n'a qu'une seule empreinte de feuille trouvée dans la sous-assise Inienne sur la rivière Ouskat en aval de l'embouchure de la rivière Tagoryche (affleurement № 132, coll. de B. I. Javorsky).

Cladostrobus Lutugini Zalessky (fig. 36)

Cladostrobus Lutugini Zalessky, Flore paléozoïque de la série d'Angara, atlas, p. 38, 70, pl. LIV, fig. 6, 6a.

Jet long d'environ 4 cm et large de 2 mm avec une rugosité longitudinale irrégulière provenant de l'impression sur la roche des fibres sclerenchymateuses de l'écorce, portant normalement les formations en forme des pédoncules longs de 2.5 mm, terminés chacun par un limbe plan foliacé en forme d'une écaille rhombique arrondie avec un sommet arrondi ou pointu et des nervures indistinctes et des plis les longeant, jusqu'à 3 mm de longueur et 4 mm de largeur. Ces écailles sont étendues sur l'empreinte dans le plan du jet. Entre les pédoncules de ces formations par place on peut discerner indistinctement les groupes des corpuscules de 0.5 mm jusqu'à 0.75 mm de diamètre de la nature inconnue.

C'est sous ce nom que j'ai reproduit dans mon atlas: «Flore paléozoïque de la série d'Angara» sur les fig. 6 et 6a de la pl. LIV, une empreinte de jet portant des écailles pédonculées qui est malheureusement mal conservée et ne peut pas être expliquée par nous d'une manière satisfaisante. Ce jet représente probablement l'inflorescence d'une plante inconnue.

Provenance et horizon. Rive gauche de la rivière Ouskat, en face du village Vasskina, sous-assise Inienne de l'assise Koltchouguinienne.

Tomistachys thyrsiculus Zalessky n. g. et n. sp. (fig. 37)

Un jet large jusqu'à 3 mm, fin, effilé, et recourbé, connu sur l'étendue de 7 cm, sur lequel sont spiralement disposés et attachés normalement de petits sporophylles pas plus longs que 1 mm, avec un bout recourbé en bas et pointu, chacun deux porte un petit sporange spheroïdal, 0.75 mm de diamètre, d'une structure celluleuse de son enveloppe qu'on voit clairement sous le microscope. Sur quelques sporophylles on remarque une faible empreinte d'une enveloppe qui se relevait en haut du bout du sporophylle et probablement donnait la protéction au sporange. Elle est représentée sur un sporophylle grossi de la fig. 37. On ne voit les sporophylles et les sporanges qu'ils portent qu'aux bords de l'empreinte du jet à une distance de 2 mm l'un de l'autre, tandis que sur le côté antérieur de l'empreinte ils ne sont pas conservés, mais on voit sur l'empreinte de l'axe du jet des dépressions de forme ovale, disposées spiralement, à une distance de 2 mm l'une de l'autre sur la parastique (parastiche), suivant leur position sur le jet.

C'est la fructification d'une plante inconnue, mais qui, à juger d'après la disposition en spirale des sporophylles sur la jet, appartenait probablement à quelque nouvelle plante Lycopodiacée.

Provenance et horizon. Rive droite de la rivière Tom à 2 km en amont du village Ivanovka dans le lit printanier de la rivière. Sous-assise Davidovienne de l'assise Tomienne.

Taibia tyrganensis Zalessky n. g. et n. sp. (fig. 38)

Une rosette de plusieurs petites feuilles étroites spatulées ou lancéolées, serrées l'une contre l'autre, couvertes de rides longitidinales, longues de 12.5 mm et larges dans leur partie apicale jusqu'à 2 mm.

On n'a qu'un seul échantillon de l'empreinte d'une partie de la rosette des feuilles, 23 mm de diamètre, conservée dans l'empreinte en état étendu, montrant la partie extérieure des petites feuilles qui, doit-on supposer, portaient de leur côté intérieur des sporanges ou des enthères avec des spores ou du pollen.

Provenance et horizon. Rivière Taiba, près du village Prokopievskoïé, le sol de la couche Loutouguinienne. Assise Abienne.

COMPLÉMENT

Cardioneura tenisensis Zalessky n. sp. (fig. 39)

Rien que des fragments de pennes de dernier et d'avant-dernier ordre. Les pennes de dernier ordre sont larges jusqu'à 12 mm. Quelques unes d'elles sont disposées sur la roche dans la position, où elles étaient naturellement attachées au rachis de la penne d'avant dernier ordre qui les portait, mais qui ne s'est pas conservé et qui atteignait, avec les pennes de dernier ordre, une largeur de 40 mm

Fig. 35 Fig. 36 Fig. 37

Fig. 35. *Listrophyllum uscatense* Zal. Rivière Ouskat en aval de l'embouchure de la rivière Tagoryche (affl. № 132, coll. B. Javorsky). 1 : 1. **Fig. 36.** *Cladostrobus Lutugini.* Zal. Rive gauche de la Ouskat en face du village Vasskina. Sous-assise Inienne de l'assise Koltchouguinienne. × 2. **Fig. 37.** *Tomistachys thyrsiculus* Zal. Rive droite de la Tom, 3 km en amont du village Ivanovka. Sous-assise Davidovienne de l'assise Tomienne. × 4.

et une longueur de 17.5 mm avec une paire de pinnules latérales et une apicale impaire. Vers le sommet de cette penne d'avant-dernier ordre les pennes de dernier ordre sont remplacées par de simples pinnules longues de 13.5 mm et larges de 4.5 mm. Les pinnules de dernier ordre sont de petites dimensions, longues jusqu'á 6 mm et larges jusqu'à 3.5 mm, ayant un sommet arrondi et une base cordiforme. Leur pinnule a une longueur jusqu'à 16.5 mm, une largeur jusqu'à 9 mm et un sommet pointu-obtus. D'aprés leur nervation les pinnules sont cordiopteroïdes, c'est-à-dire n'ont pas de nervure médiane, mais des nervures qui se détachent en arc vers les bords á peu près du même endroit de la base de la pinnule, se bifurquant successivement jusqu'à 4 fois. Les extrémités de ces nervures s'approchent du bord supérieur de la pinnule au nombre jusqu'á 12 sur

l'étendue de deux millimètres. Sur les pennules impaires des pennes de dernier ordre, sur l'étendue d'un demi-centimètre, jusqu'à 19 extrémités de nervures s'approchent de leur bord tandis que sur les pinnules d'une penne d'avant dernier ordre qui remplacent dans sa partie apicale les pennes de dernier ordre — jusqu'a 15 de ces extrémités.

Fig. 40

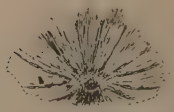


Fig. 38

Fig. 41

Fig. 39

Fig. 38. *Taibia tyrganensis* Zal. Taibà, près du village Prokopivskoié, le sol de la couche Loutouguinienne. Assise Abinienne. 1 : 1. **Fig. 39.** *Cardioneura tenisensis* Zal. Lac Petit Tenise près des montagnes Iéreméni-Taou dans la province d'Akmolinsk. × 3. **Fig. 40.** *Odontopteris kirghizica* Zal. Lac Petit Tenise près des montagnes Iéreméni-Taou dans la province d'Akmolinsk. × 2. **Fig. 41.** *Pecopteris sibirica* Zal. La rivière Tchornaia (Noire), affluent droit de l'Iénissei entre les Toungouska supérieure et moyenne (coll. Eug. A. Matchenko). 1 : 1.

Provenance. Lac Petit Tenise, près des montagnes Ieréméni-Taou dans la province d'Akmolinsk. Cette espèce est découverte conjonctement dans le même lieu de provenance avec l'*Angaridium Potanini* (Schmal.) Zal.

Odontopteris kirghizica Zalessky n. sp. (fig. 40)

Pennes de dernier ordre larges jusqu'á 15 mm, qu'on ne connaît qu'en forme de fragments avec deux-trois pinnules là-dessus. Pinnules longues jusqu'à 7 mm, en général de forme trigonale, ayant une base large jusqu'á 4 mm,

attachées par toute cette base un peu cordiforme au rachis de la penne, le bord postérieur étant un peu décurrent et le bord antérieur arrondi. La nervation est odontoptéroïde sans nervure médiane qui donne dans la vue, décurrente sur le rachis, les nervures secondaires qui lui sont égales s'en détachant de côtés et se bifurquant successivement jusqu'á trois fois. Jusqu'à 12 nervures s'approchent du bord de la pinnule. Les nervures se détachent aussi immédiatement du rachis de la penne, ordinairement par une nervure, se bifurquant deux-trois fois sur la voie vers le bord de la penne sur sa partie postérieure comme sur l'antérieure. Il est possible que dans la partie postérieure de la penne elles se détachent de la partie arquée de la nervure médiane de la pinnule qui s'est avancée de près au rachis de penne. La pinnule terminale de la penne, de forme triangulaire irrégulièrement cunéiforme, est plus grande que les pinnules latérales qui sur le fragment de la penne qu'on posséde, sont longues de 4 mm et larges de 3 mm à la base. La longueur de la pinnule terminale est de 6.5—7 mm, sa largeur, dans la partie moyenne de 3 mm.

Provenance. Lac Petit Tenise, prés des montagnes Iérémeni-Taou dans la province d'Akmolinsk.

Pecopteris sibirica Zalessky n. sp. (fig. 41)

Pennes de dernier ordre, larges de 23 mm, portant obliquement sous un angle d'environ 45°, des pinnules dont le bord postérieur et la nervure médiane sont décurrents sur le rachis. Pinnules de contour plus ou moins triangulaires, attachées â la penne par toute leur base et rétrécies vers le sommet quelque peu pointu, mais arrondi. La nervure médiane des pinnules courbée, plus ou moins distinctement décurrente sur le rachis de la penne, détache de côtés des nervures alternes distantes, dichotomisant une ou deux fois. Jusqu'à 5 extrémités de ces nervures s'approchent du bord de la pinnule sur l'étendue d'un demi-centimétre.

Sur quelques pinnules de fragment de pennes qu'on possède les intervalles entre les nervures sont couverts dès stries parallèles aux nervures qui obscurcissent la nervation.

On n'a qu'un seul échantillon avec des empreintes de trois fragments de pennes de dernier ordre en relief, dont un est conservée sur l'étendue de 65 mm. Il provient de la rivière Tchernaia (rivière Noire), affluent droit du fleuve Iénissei entre les Toungouska supérieure et moyenne du mur d'une couche de houille. L'échantillon a été apporté de là bas par Eug. A. Matchenko et présente un morceau de schiste minéralisé.

М. Д. ЗАЛЕССКИЙ. О НОВЫХ РАСТЕНИЯХ ИЗ ПЕРМСКИХ ОСАДКОВ КУЗНЕЦКОГО БАССЕЙНА. II

РЕЗЮМЕ

В этой статье автор продолжает изучение остатков ископаемых растений из пермских отложений Кузнецкого бассейна, которое он начал публиковать под тем же заглавием несколько времени тому назад. Кроме новых растений, открытых в этих отложениях, им даются здесь также описания нескольких старых растительных форм оттуда же, уже изображенных, но не описанных или недостаточно еще известных. В конце статьи автор дает описания остатков трех новых ископаемых растений из других мест вероятного развития этой же флоры. Два вида папоротникосеменных растений происходят из палеозойских отложений (пермских), развитых по берегам озера Тениз-Малое близ гор Эремень-тау в Киргизских степях и один вид *Pecopteris* с реки Черной, правого притока р. Енисея, вероятно, как допускается автором, из угленосных осадков тунгусской серии, которая, по крайней мере, в части своей соответствует антраколитовой серии Кузнецкого бассейна.

Август 1933 г.

Оглавление — Sommaire

	стр.
Н. Д. Зелинский. Памяти академика Владимира Сергеевича Гулевича (с портретом)	635
Г. А. Надсон. Пьер-Эмиль Ру. Некролог (с портретом)	639
Л. А. Варданянц. Об отложениях титона и валанжина в верховьях рек Ары-дон и Терек в Центральном Кавказе (с резюме на франц. яз.)	647
Т. М. Кондратьева. Влияние сотрясения на дрожжи (с 2 табл., 3 фиг. и резюме на немецк. яз.)	653
Н. Н. Стадниченко. О действии какаина на дрожжи (с 1 табл., 1 фиг. и резюме на немецк. яз.)	669
А. А. Имшенецкий. Строение и история развития бацилла мочки льна *Granulobacter pectinovorum* Fribes (с 2 табл., 1 фиг. и резюме на англ. яз.)	685
Л. С. Берг. Яровые и озимые расы у проходных рыб (с резюме на англ. яз.)	711
П. П. Павлов. Количественное экспериментальное исследование Сеченовского угнетения рефлексов (с 8 фиг. и резюме на немецк. яз.)	733
*М. Д. Залесский. О новых растениях из пермских отложений Кузнецкого бассейна. II (с 41 фиг. и резюме на русск. яз.)	743

	pag.
*N. Zelinskij. A la mémoire de V. Gulevič, membre de l'Académie (avec portrait)	635
*G. Nadson. Pierre-Emile Roux. Nécrologe (avec portrait)	639
*L. Vardanianz. Sur les dépôts tithoniens et valanginiens aux sources des rivières Ary-don et Terek au Caucase Central (avec résumé en français)	647
*T. Kondratjeva. Influence des secousses sur la levure (avec 2 pl., 3 fig. et résumé en allemand)	653
*N. Stadničenko. Influence de la cocaïne sur la levure (avec 1 pl., 1 fig. et résumé en allemand)	669
*A. Imšeneckij. La structure et le développement de *Granulobacter pectinovorum* Fribes (avec 2 pl., 1 fig. et résumé en anglais)	685
*L. Berg. Les races d'hiver et d'été chez les poissons anadromes (avec résumé en anglais)	711
*P. Pavlov. Recherches quantitatives expérimentales sur la répression du reflexe Sečenov (avec 8 fig. et résumé en allemand	733
M. Zalesskij (M. Zalessky). Observations sur les végétaux nouveaux du terrain Permien du bassin de Kousnetzk. II (avec 41 fig. et résumé en russe)	743

Заглавие, отмеченное звездочкой, является переводом заглавия оригинала
Le titre marqué d'un astérisque est une traduction du titre original

Цена 3 руб. 50 коп.